PARASITOLOGIA GENERAL

THOMAS C. CHENG

Capítulo 12: Digenea-Los trematodos digenéticos.

EDITORIAL AC

12

Digenea — Los trematodos digenéticos

Los trematodos digenéticos forman el grupo más numeroso de platelmintos monozoicos. En el interior del hospedador, estos parásitos se encuentran en el intestino, vesícula biliar, vejiga urinaria, sangre, boca, esófago y, prácticamente, en todos los principales órganos del cuerpo. Aunque desde la época de Francesco Redi, el siglo XVII, los biólogos no han dejado de encontrar nuevas especies de trematodos, todavía puede aumentar mucho el número de las mismas (hoy en día se sitúa por encima de las 40 000), dado que continuamente se informa de nuevas especies de estos parásitos halladas en distintos hospedadores.

Morfológicamente, los trematodos digenéticos muestran las características típicas de los platelmintos, ya descritas en el capítulo 10. Sin embargo, y a diferencia de los aspidobótridos y trematodos monogenéticos, los trematodos digenéticos adultos poseen, generalmente, dos prominentes ventosas en la superficie de su cuerpo: la ventosa localizada en la parte anterior del cuerpo, que recibe el nombre de ventosa oral cuando se dispone alrededor de la boca, y la que se encuentra en la parte ventral del cuerpo, denominada acetábulo. Algunas especies, como los monostomas, sólo tienen la ventosa anterior.

Desde el punto de vista del desarrollo y de la evolución, los digeneidos no sólo poseen los ciclos de desarrollo más complicados de todos los platelmintos, sino también de todo el Reino Animal. Durante del ciclo vital "típico" de un trematodo digenético, el gusano utiliza uno, dos, tres, cuatro o más hospedadores; uno de ellos es el definitivo, y los demás, intermediarios. En cada hospedador, el parásito adopta una o más formas diferentes; concretamente, en los hospedadores intermediarios el parásito asume distintas formas larvarias, cada una de las cuales se desarrolla asexualmente de la generación precedente. Sólo en el adulto tiene lugar la reproducción sexual.

Todos los trematodos digenéticos, excepto el esquistosoma, son monoicos. La reproducción sexual puede tener lugar por autofecundación o por fecundación cruzada entre dos individuos. En los esquistosomas existen individuos machos e individuos hembras; estos gusanos tienen una gran importancia sanitaria, ya que las especies que causan la esquistosomiasis se encuentran muy extendidas por todo el mundo y representan un peligro continuo para la salud humana. Otras muchas especies de trematodos ofrecen un indudable interés médico y veterinario, ya que, como verdaderos parásitos que son, son los agentes responsables de un gran número de enfermedades humanas y de animales. En la Tabla 12.1 se facilita una lista de los trematodos digenéticos más importantes.

MORFOLOGIA GENERAL

Dado que los trematodos digenéticos atraviesan distintos estados durante sus ciclos vitales, es aconsejable estudiar la morfología de cada generación separadamente, citando las variaciones más corrientes. Para exponer de forma más comprensible las distintas etapas del ciclo vital, a continuación se facilita un ciclo evolutivo hipotético de los trematodos digenéticos.

Modelo de ciclo vital generalizado

El zigoto resultante de la fusión de los gametos masculino y femenino se encuentra encerrado en el interior de la cáscara del huevo. Los huevos, que son bastante numerosos, se alojan en un largo útero, que a menudo presenta numerosas circunvoluciones. Desde su asentamiento en el útero, los huevos pasan al lumen intestinal del hospedador atravesando el poro genital, y desde el intestino salen al exterior en las heces del hospedador. Los huevos llegan al agua y eclosionan, saliendo de cada huevo un miracidio libre y nadador.

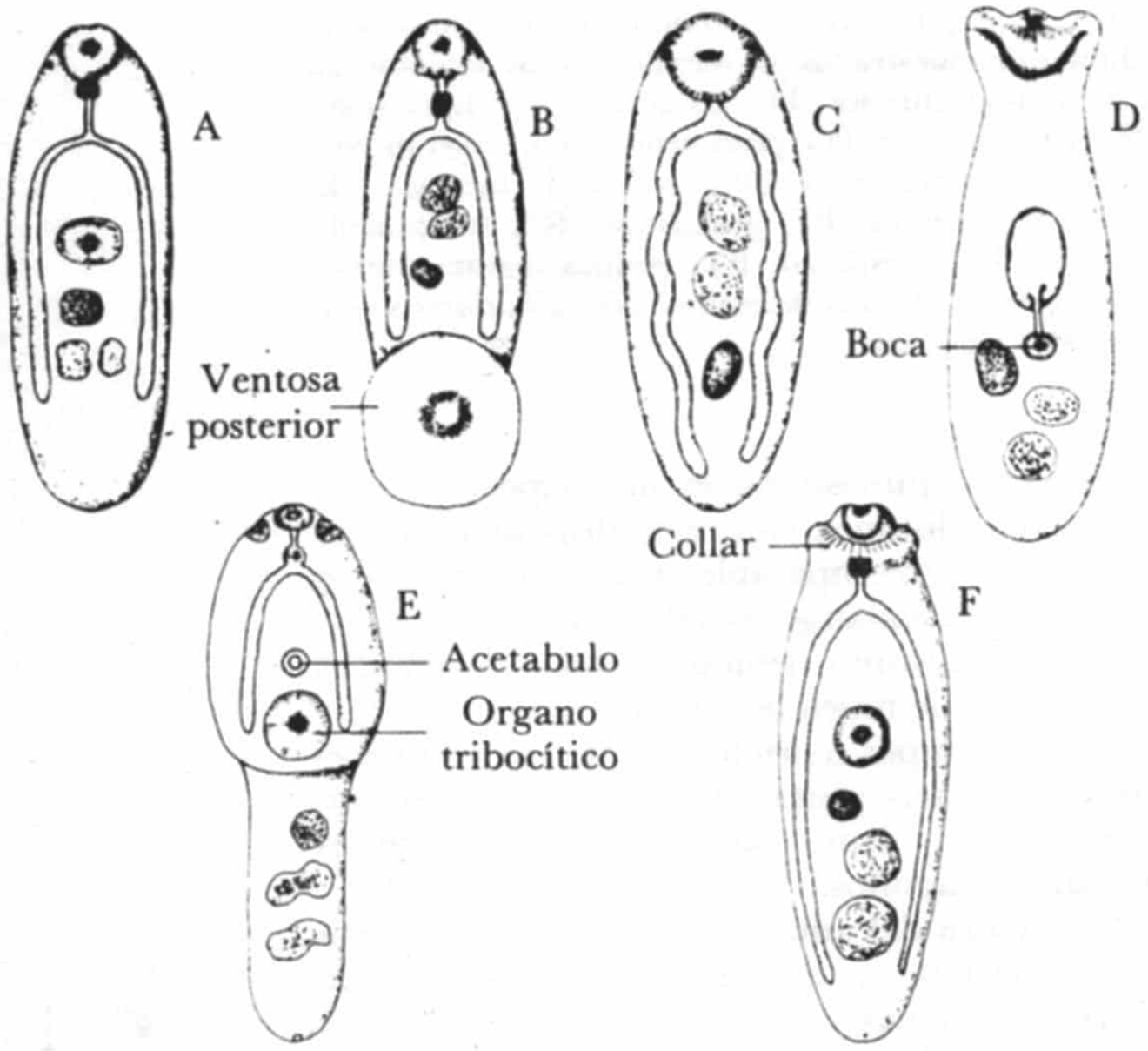


Fig. 12.1. Principales tipos morfológicos de adultos de trematodos digenéticos. A. Distoma. **B.** Anfistoma. **C.** Monostoma. **D.** Gasterostoma. **E.** Holostoma. **F.** Equinostoma.

El miracidio penetra en el tegumento de un molusco hospedador (el primer hospedador intermediario), perdiendo la epidermis ciliada en el proceso. El miracidio desnudo, conocido ahora como esporoquiste, migra a través de los vasos sanguíneos, tejidos y otros órganos, en dirección hacia la glándula digestiva, alojándose en este órgano. En algunas especies, los huevos acceden al hospedador pasivamente, esto es, son ingeridos por el molusco, en el que eclosionan, dando lugar a los miracidios que migran hacia la glándula digestiva.

Aunque la glándula digestiva es el lugar más frecuente para el desarrollo ulterior del esporoquiste, también se ha constatado su presencia en las gónadas, manto, espacios linfáticos que rodean al intestino, cámaras branquiales y otras áreas. Una vez establecido en estas localizaciones, el esporoquiste aumenta de tamaño y se desarrolla hasta la forma madura.

Dentro del esporoquiste, que normalmente es alargado y hueco, existen células germinales. Estas células incrementan su número mediante sucesivas divisiones mitóticas y llegan a transformarse en esferas germinales, cada una de las cuales aumenta de tamaño y se diferencia, dando lugar a la siguiente generación larvaria, conocida con el nombre de redia.

Como en el esporoquiste, ciertas células germinales de la cámara de incubación de la redia dan lugar al cuarto estado larvario, que posee cola y que recibe el nombre de cercaria. La cercaria abandona el molusco y se transforma en una forma libre y nadadora. En algunas especies la cercaria no abandona nunca el molusco hospedador y sólo accede al siguiente hospedador si éste ingiere el molusco infectado.

Cuando la cercaria libre-nadadora entra en contacto con un segundo hospedador intermediario adecuado (normalmente un artrópodo, aunque también puede ser cualquier otro invertebrado, o incluso un vertebrado) penetra activamente hacia el interior de su cuerpo y se enquista. La cercaria enquistada recibe el nombre de metacercaria. Cuando el segundo hospedador intermediario es ingerido por el vertebrado hospedador definitivo, la metacercaria se desenquista en el intestino del hospedador y, gradualmente, se transforma en adulto.

Durante el ciclo vital de distintos trematodos digenéticos no es raro encontrar generaciones madres e hijas de esporoquistes y redias. El número de generaciones de estas formas larvarias es constante para todos los miembros de un

taxón determinado. Se conocen variaciones de este modelo de ciclo vital generalizado. De todo lo expuesto se deduce que el ciclo vital de este hipotético trematodo comprende los estados de adulto, huevo, miracidio, esporoquiste, redia, cercaria y metacercaria.

El adulto

Los trematodos digenéticos adultos sexualmente maduros pueden dividirse en los siguientes tipos morfológicos:

1. El tipo morfológico más abundante es el **distoma** (Fig. 12.1). En este tipo el cuerpo es normalmente alargado y oval. El tamaño, que depende de la especie, varía desde 30 μ hasta los 30 mm de longitud de la duela del hígado, *Fasciola hepatica.* En algunas especies que parasitan peces escómbridos la longitud puede ser aún mayor. Posee ventosa oral y acetábulo. La boca se localiza en el centro de la ventosa oral y el intestino ciego se bifurca, aunque los ciegos de la familia Cyclocoeliidae están unidos posteriormente en forma de anillo.
2. El tipo **anfistoma** (Fig. 12.1) se caracteriza por la posición del acetábulo, que se localiza en el extremo posterior del cuerpo, por lo que recibe el nombre de ventosa posterior. El ovario se encuentra detrás de los testículos. Aunque esta disposición se encuentra también en otros trematodos, es bastante característica de los anfistomas.
3. El tipo morfológico **monostoma** se caracteriza por la presencia de una sola ventosa: la oral, localizada anteriormente (Fig. 12.1).
4. El tipo **gasterostoma,** que se encuentra restringido a algunas especies parásitas de peces; se caracteriza porque la boca no se localiza en el centro de la ventosa anterior, sino en la mitad de la ventosa ventral (Fig. 12.1). Así, en este caso, la ventosa ventral es la ventosa oral.
5. El tipo **holostoma** se encuentra, principalmente, en el intestino de aves, y con menor frecuencia en mamíferos y otros vertebrados. Se caracteriza por la forma peculiar de su cuerpo (Fig. 12.1). Su alargado cuerpo se divide en una parte anterior y en otra posterior. La parte anterior, blanda y ventralmente cóncava, porta la ventosa anterior y el acetábulo; es bastante frecuente que la ventosa anterior esté provista de ventosas auxiliares que la flanquean. Los holostomas tienen un órgano adhesivo glandular, el órgano tribocítico, que se encuentra inmediatamente detrás del acetábulo.

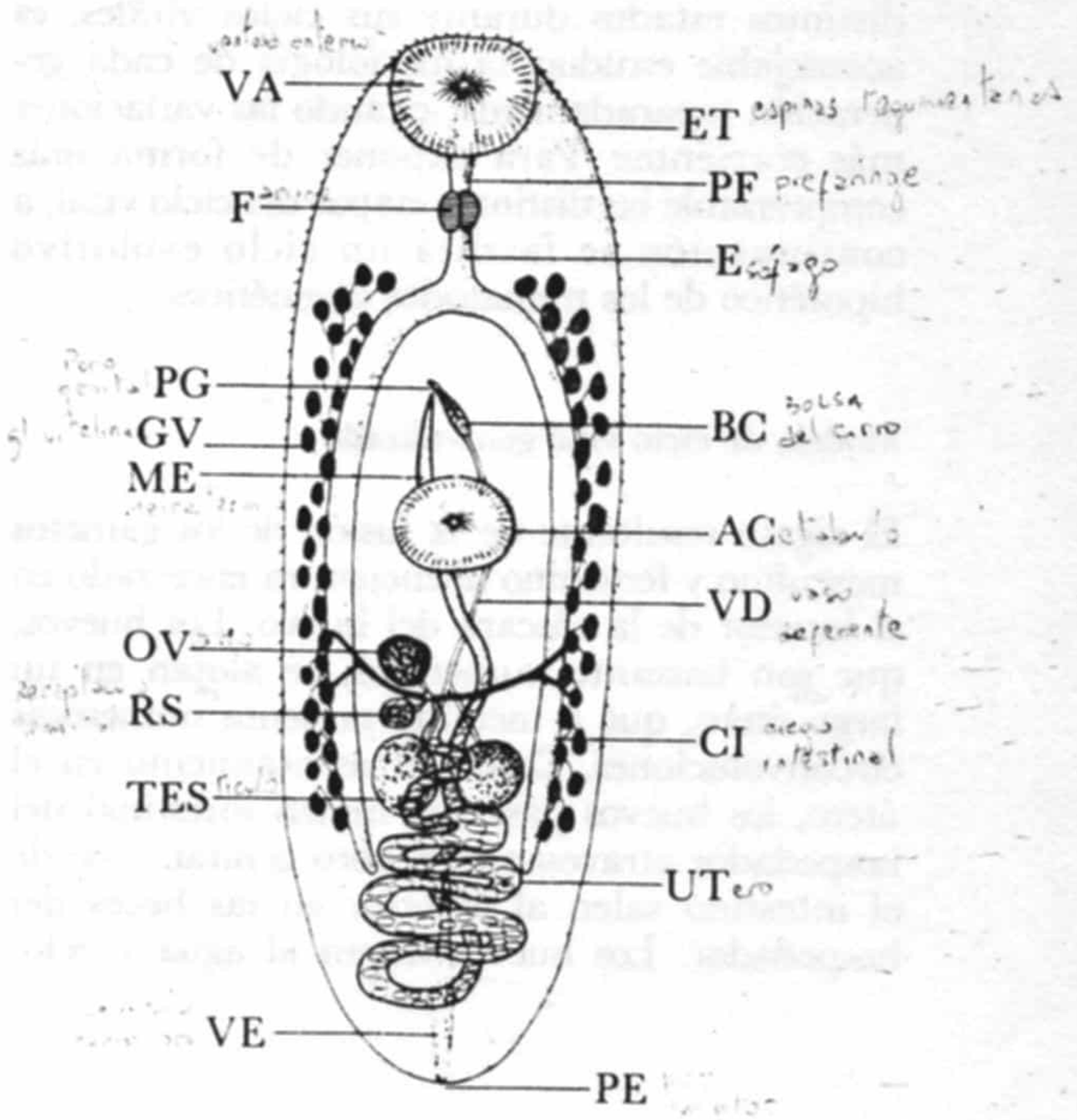


Fig. 12.2. Hipotético trematodo digenético distómido adulto que muestra los principales rasgos anatómicos. VA, ventosa anterior; BC, bolsa del cirro; E, esófago; PE, poro excretor; PG, poro genital; CI, ciego intestinal; ME, metratermo; OV, ovario; F, faringe; VE, vesícula excretora; PF, prefaringe; RS, receptáculo seminal; TES, testículo; ET, espinas tegumentarias; UT, útero; VD, vaso deferente; GV, glándulas vitelinas; AC, acetábulo.

6. El tipo **equinostoma** es una especialización del tipo distoma, ya que la disposición de las ventosas es comparable en los dos tipos (Fig. 12.1). Sin embargo, puede considerarse como un tipo distinto debido al collar de grandes espinas que rodea la ventosa oral.

Estos seis tipos morfológicos no indican necesariamente seis grupos filogenéticos distintos, pero son muy útiles para la descripción de los trematodos adultos.

Estructura del adulto. A pesar de las diferencias superficiales, la anatomía de los distintos grupos de trematodos es bastante parecida. Por esta razón el autor ha preferido emplear la anatomía de un hipotético distómido para explicar los distintos detalles (Fig. 12.2).

El tegumento. Lo que se denominaba "cutícula" de los digeneidos se conoce ahora con el nombre de tegumento. Lee (1966) ha llevado a cabo una extensa revisión acerca de la composición y de la estructura de este tejido. Visto con microscopio óptico el tegumento aparece como una capa

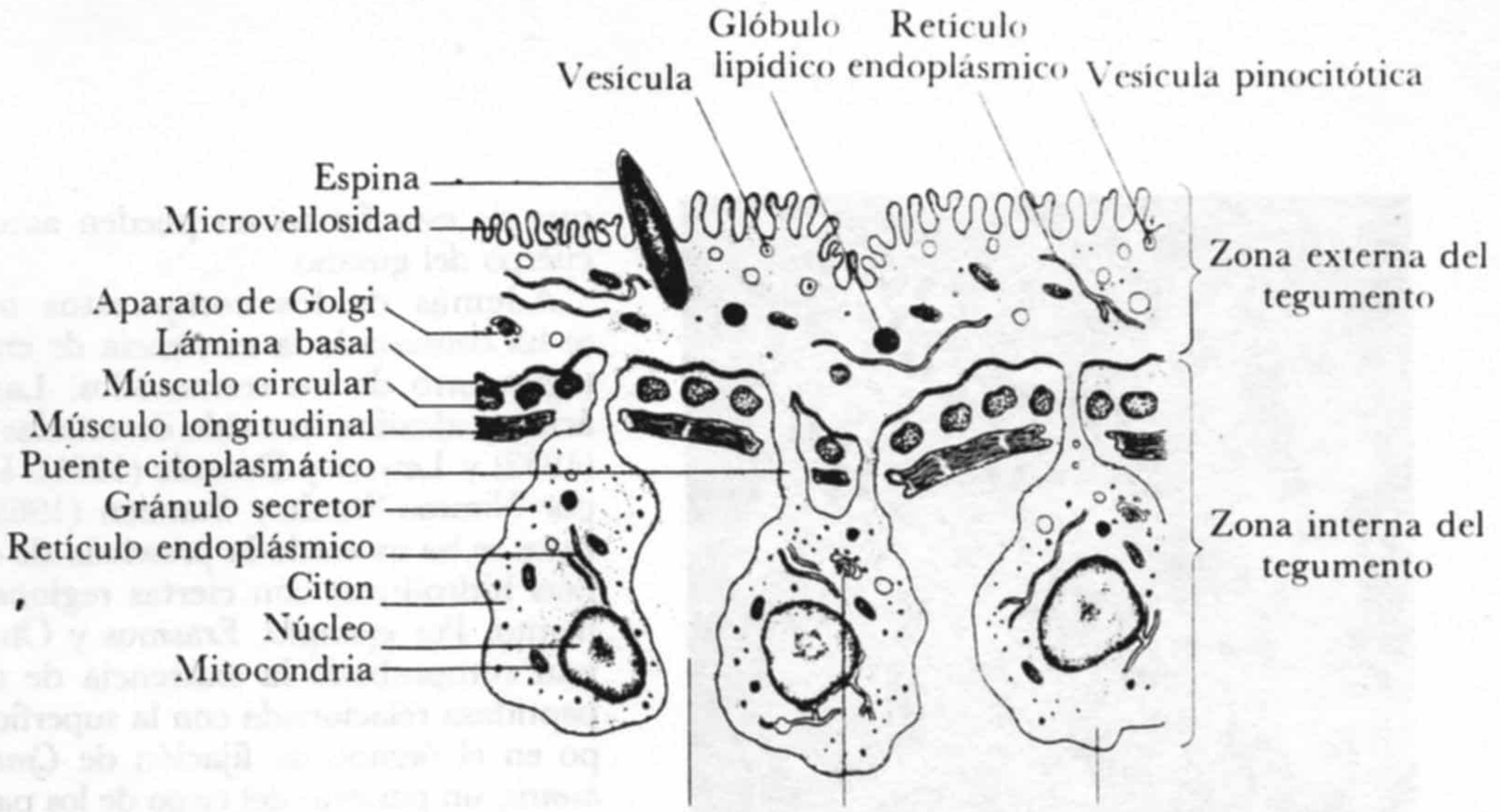


Fig. 12.3. Tegumento de trematodo. Dibujo que muestra la estructura fina del tegumento de un trematodo digenético (Fasciola), hecho a partir de numerosas micrografías electrónicas.

acelular más o menos homogénea, cuyo espesor varía entre las 7 y las 16 μ. Muestra afinidad por los colorantes básicos.

Un gran número de investigadores han investigado la estructura del tegumento de los trematodos (Threadgold, 1963; Bjorkman y Rhorsell, 1964; Burton, 1964; y otros). Consecuentemente, hoy se sabe que está formado por dos zonas. La zona más externa, que está separada del medio por una membrana simple, es un sincitio citoplasmático (Fig. 12.3). Embebidos en esta capa se encuentran mitocondrias, retículo endoplásmico, distintos tipos de vacuolas y, en algunos casos, gránulos de glucógeno y otros tipos de inclusiones.

La superficie externa se encuentra plegada, formando microvellosidades. Estos pliegues no sólo sirven para incrementar la superficie de absorción, sino que pueden formar vesículas en las criptas que intervienen en la captura de moléculas de gran tamaño o partículas materiales. Embebidas en la zona externa del tegumento de algunas especies se encuentran espinas tegumentarias (Fig. 12.4), las cuales están recubiertas por la membrana superficial, e indudablemente actúan como mecanismo de fijación auxiliares.

La zona sincitial externa está conectada por puentes citoplasmáticos con células nucleadas llamadas citones, que están embebidas en las profundidades del parénquima. Los citones, designados colectivamente con el nombre de zona tegumentaria interna, poseen vacuolas, retículo endoplásmico, mitocondrias, cuerpos de

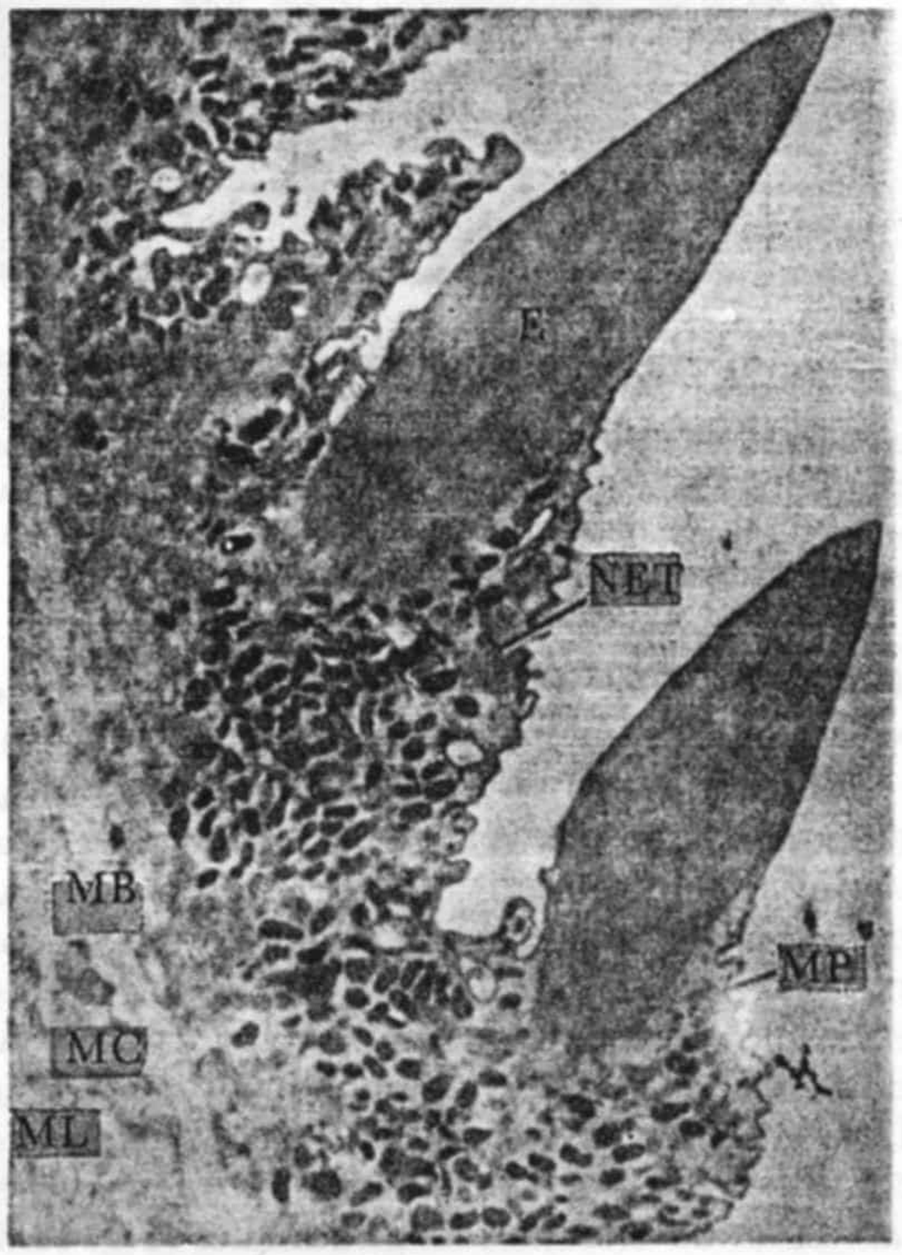


Fig. 12.4. Espinas del tegumento. Micrografía electrónica de una porción del tegumento del adulto de *Haematoloechus medioplexus,* un parásito de los pulmones de la rana, que muestra dos espinas embebidas. MB, membrana basal (=lámina basal); MC, músculos circulares; NET, nivel externo del tegumento; ML, músculos longitudinales; MP, membrana plasmática; E, espina. (Según Burton, 1964.)

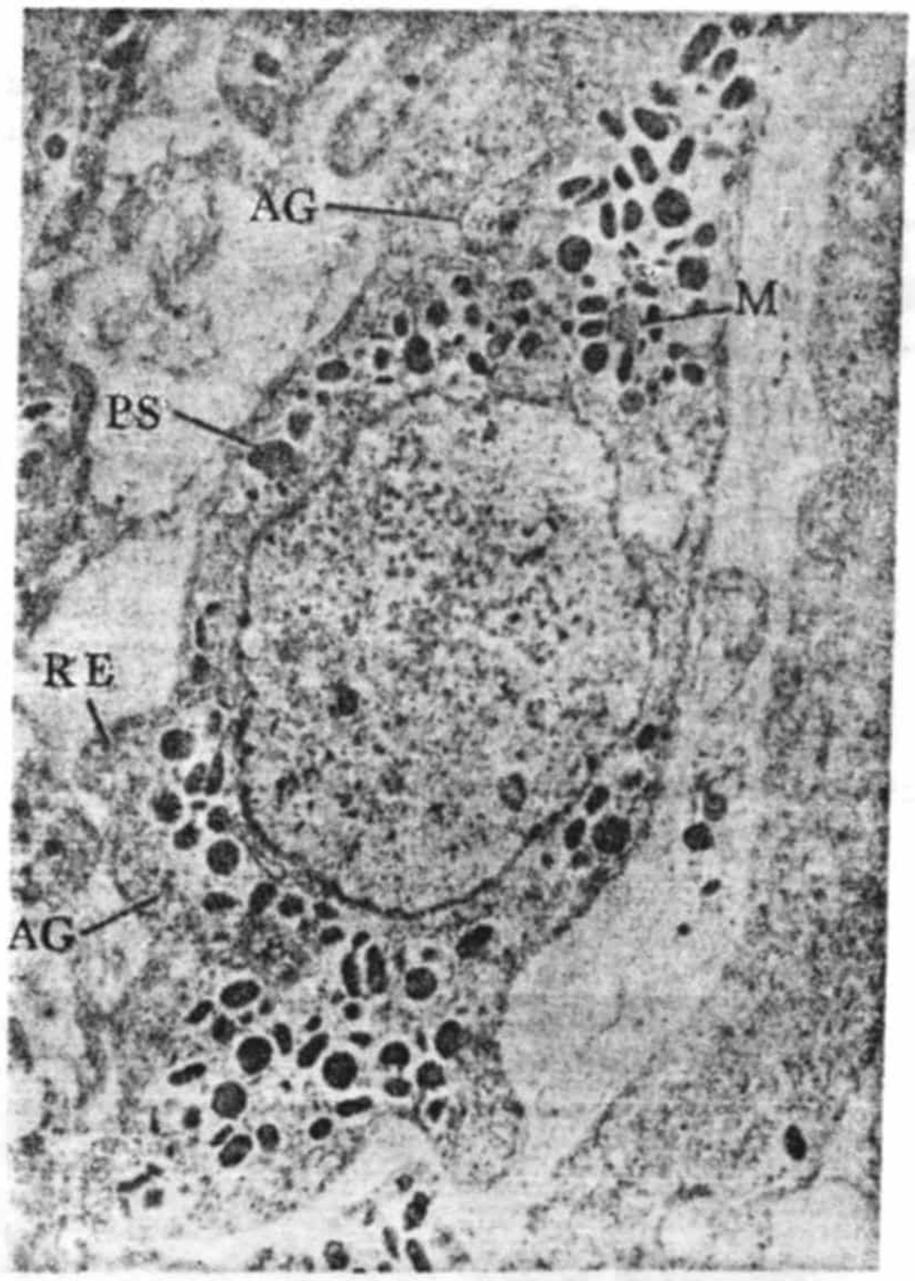


Fig. 12.5. Citón. Micrografía electrónica que muestra un único citón de la zona tegumentaria interna del adulto de *Haematoloechus medioplexus*, un parásito pulmonar de la rana. RE, retículo endoplásmico; AG, aparato de Golgi; M, mitocondrias; PS, producto segregado. (Según Burton, 1964.)

Golgi, depósitos de glucógeno y distintos tipos de vesículas, además de núcleo (Figs. 12.3 y 12.5).

En la región que se extiende entre las zonas tegumentarias externa e interna se encuentran varios otros tipos de tejidos. Concretamente, debajo de la zona externa tegumentaria y separada de ella por una membrana unitaria, se encuentra una capa de fibras de tejido conectivo designada como lamela basal o membrana basal. Debajo de ella se localiza una serie de músculos circulares, entre medias de los cuales se disponen fascículos de músculos longitudinales (Fig. 12.3).

Las investigaciones acerca de la composición química del tegumento de los digeneidos adultos han revelado la presencia de glucógeno, polisacáridos no glucogenéticos, lípidos, mucopolisacáridos y mucoproteínas (Pantelouris, 1964; Öhman, 1965; y otros). La presencia de mucopolisacáridos ácidos es de particular importancia, ya que se sabe que estas moléculas inhiben enzimas digestivas, por lo que su presencia puede estar relacionada con la anulación de la actividad de los enzimas intestinales del hospedador, que de esta forma no pueden actuar sobre el cuerpo del gusano.

Además de los compuestos nombrados, se ha constatado la existencia de enzimas en el tegumento de los trematodos. Las fosfatasas ácida y alcalina han sido detectadas por Yamao (1952) y Lewert y Dusanic (1961). Las esterasas por Nimmo-Smith y Standen (1963). En otros casos se ha asociado la presencia de ciertas enzimas hidrolíticas con ciertas regiones del tegumento. Por ejemplo, Erasmus y Öhman (1963) han comprobado la existencia de una aminopeptidasa relacionada con la superficie del cuerpo en el órgano de fijación de *Cyathocotyle bushiensis*, un parásito del ciego de los patos. En este caso, el enzima actúa en una digestión extracorpórea, en la que las células del ciego del hospedador son parcialmente digeridas antes de ser ingeridas.

Aparato digestivo. Los trematodos digenéticos poseen un aparato digestivo incompleto. La boca se localiza en la porción anterior del cuerpo, en el centro de la ventosa oral (excepto en los gasterostomos). La boca se comunica con una faringe muscular bulbosa mediante una corta prefaringe. Esta prefaringe no aparece en algunas especies. La faringe actúa principalmente como órgano masticador que transfiere las partículas alimenticias ingeridas al esófago.

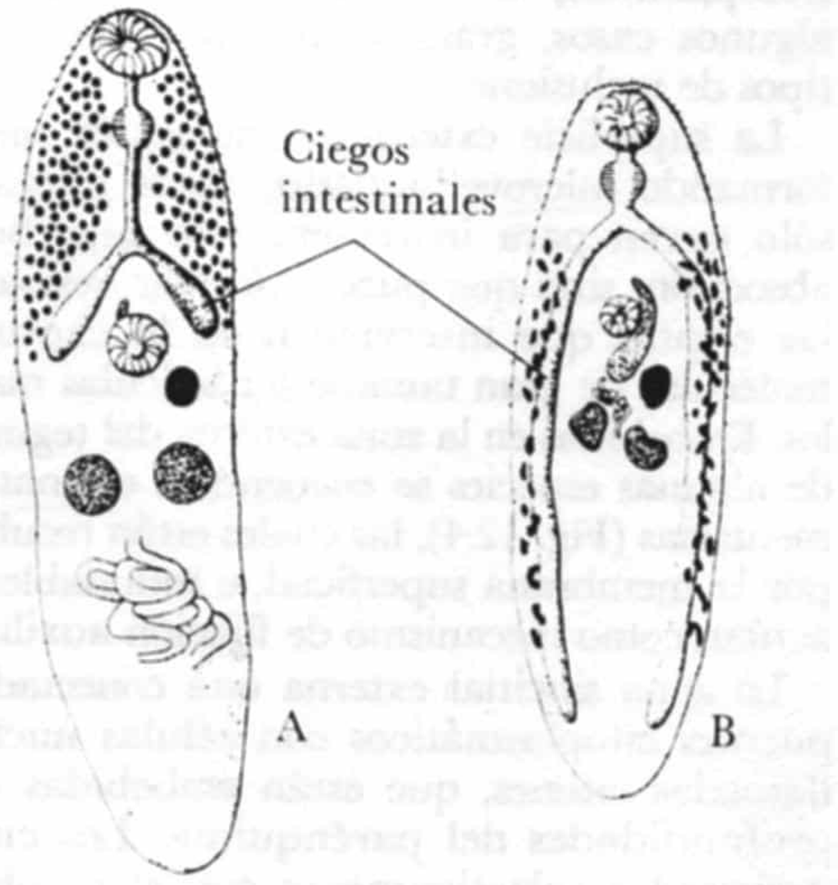


Fig. 12.6. Trematodos digenéticos. A. *Brachycoelium salamandrae*, un parásito intestinal de anfibios, que muestra un corto ciego intestinal. **B.** *Margeana linguatula*, un parásito intestinal de ranas y sapos, que muestra un largo ciego intestinal. Ambos trematodos pertenecientes a la familia Brachycoeliidae.

Tabla 12.2. *Tipo de alimento y enzimas presentes en algunas especies de trematodos digenéticos*[a]

ESPECIES	HOSPEDADOR	LOCALIZACION	ALIMENTO	ENZIMAS PRESENTES[b]					
				PROTEASA	LIPASA	FOSFATASA ALCALINA	FOSFATASA ACIDA	ESTERASA	AMINO-PEPTIDASA
Fasciola hepatica	Oveja	Conducto biliar	Tejido, sangre	+	+	+	+	+	–
Schistosoma mansoni	Ratón	Sistema venoso	Sangre	+	–	+	+	–	–
Cyathocotyle bushiensis	Pato	Recto	Tejido	–	–	+	–	+	+
Haplometra cylindracea	Rana	Pulmones	Sangre	+	–	+	+	+	–
Haematoloechus medioplexus	Rana	Pulmones	Sangre	+	–	+	+	–	–
Diplodiscus subclavatus	Rana	Recto	Sangre	–	–	+	+	–	–
Opisthioglyphe ranae	Rana	Intestino	Tejido, mucus, sangre	–	–	+	+	+	–
Gorgoderina vitelliloba	Rana	Vejiga	Tejido, sangre	–	–	+	+	+	–

[a] Datos recopilados por Smith, 1966.
[b] +, presente; –, no examinado.

El esófago se halla revestido por una capa de células. En la porción posterior terminal del esófago, éste se bifurca, dando lugar a dos sacos ciegos intestinales que terminan, posteriormente, en el parénquima. La longitud del esófago y de los ciegos intestinales varía, aun dentro de una misma especie. Sin embargo, estas variaciones lo son dentro de un límite determinado; así, *Brachycoelium* y *Margeana*, ambos miembros de la familia Brachycoeliidae y ambos parásitos intestinales de anfibios y reptiles, se distinguen por la longitud de sus ciegos (Fig. 12.6).

Generalmente, las células que revisten los ciegos intestinales han sido descritas como células epiteliales; sin embargo, estas células llevan a cabo otras funciones además de la de revestimiento. Dawes (1962) ha estudiado el epitelio intestinal de *Fasciola hepatica* y ha sugerido que estas células atraviesan una fase de secreción y otra de absorción. Durante la fase de absorción, cuando existen materiales nutritivos, estas células son cortas; sin embargo, cuando no hay sustancias alimenticias son altas y columnares. Durante la fase de secreción las células se llenan de sustancias secretoras. Cuando la secreción ha tenido lugar, las células se colapsan en un principio y posteriormente se regeneran. Muy probablemente, el material segregado está compuesto por enzimas digestivas, ya que se ha demostrado que las células de los ciegos intestinales son ricas en enzimas digestivas y en ácido ribonucleico. Este último sugiere la existencia de una activa síntesis de proteínas. Las enzimas específicas detectadas en algunas especies de trematodos digenéticos quedan recogidas en la Tabla 12.2.

Las dietas de los digeneidos adultos difieren en función de sus hábitats. Por ejemplo, en el caso de *Fasciola hepatica*, parásito de los conductos biliares de la oveja y de la vaca. Pearson (1951), utilizando sangre marcada con Cr^{51}, ha demostrado que este gusano ingiere sangre. Dawes

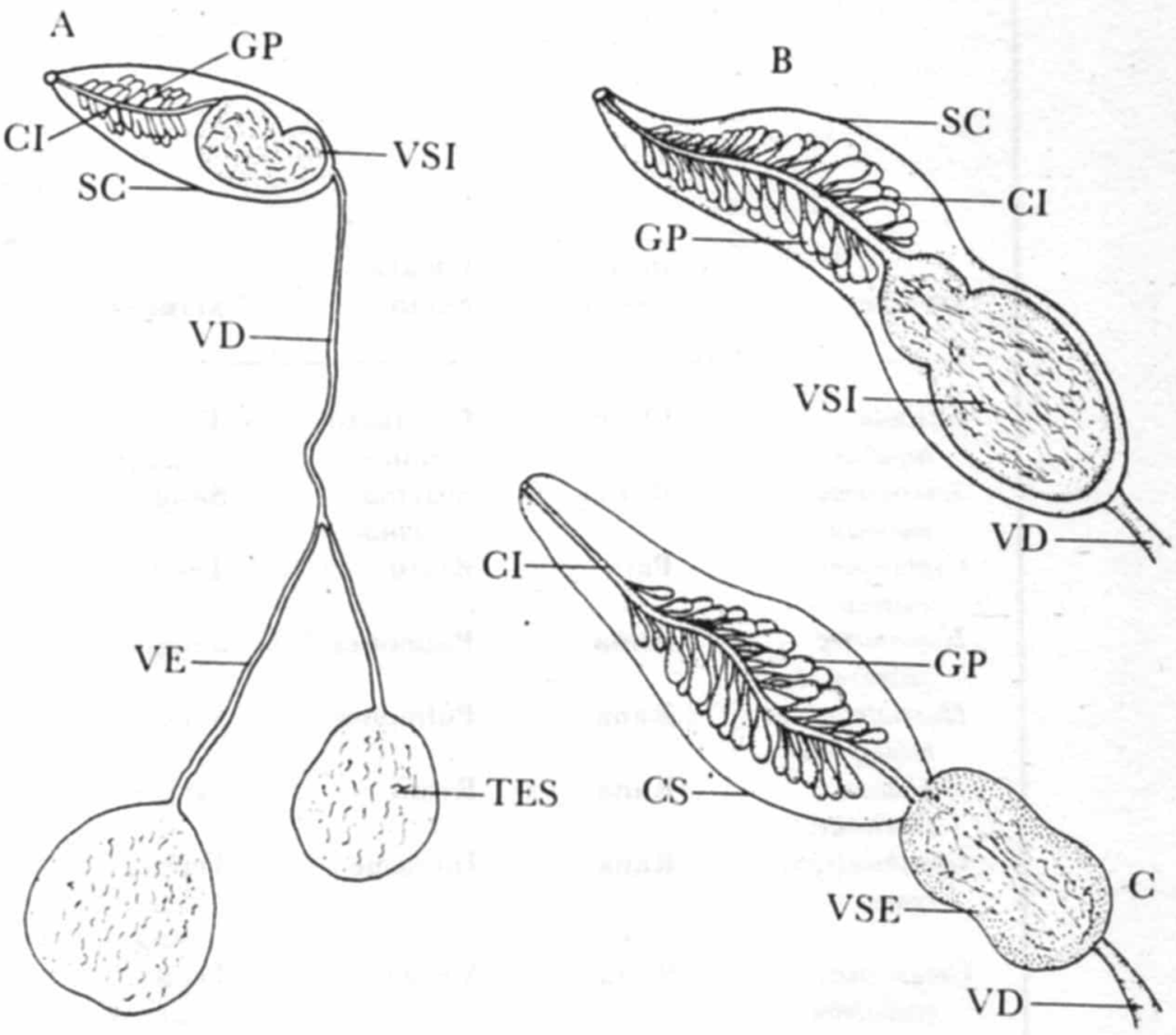


Fig. 12.7. Sistema reproductor masculino de los trematodos digenéticos. **A.** Aparato completo en que aparecen las diferentes partes que lo constituyen. **B.** Saco del cirro en las especies con vesícula seminal interna. **C.** Porción terminal de las especies con vesícula seminal externa. CI, cirro; SC, saco del cirro; VSE, vesícula seminal externa; VSI, vesícula seminal interna; GP, glándulas prostáticas; TES, testículo; VD, vaso deferente; VE, vaso eferente.

(1963) y otros autores han comprobado que este parásito desgarra el epitelio superficial del conducto biliar hipertrofiado en que vive y se alimenta de los desechos tisulares producidos. Halton (1964) ha encontrado que los digeneidos que son parásitos intestinales se alimentan, principalmente, del contenido intestinal parcialmente digerido, así como de mucus, células mucosas de la pared intestinal y sangre. En las formas que habitan en la sangre, como *Schistosoma* spp., el alimento casi exclusivo es la sangre. Es de destacar que los digeneidos ingeridores de sangre no necesitan residir en el sistema vascular de sus hospedadores. *Haplometra cylindracea*, un parásito de los pulmones de anfibios; *Diplodiscus subclavatus*, un parásito del recto de anfibios, y *Haematoloechus medioplexus*, un parásito de los pulmones de la rana, son todos ellos ingeridores de sangre (Halton, 1964).

Sistema reproductor. El sistema reproductor de los trematodos digenéticos es bastante parecido al de aspidobótridos y trematodos monogenéticos.

SISTEMA REPRODUCTOR MASCULINO. El aparato reproductor de los machos incluye generalmente dos testículos, aunque se conocen especies multitesticulares; por ejemplo, los miembros de las familias Spirorchiidae y Schistosomatidae. Los trematodos digenéticos también pueden tener, en algunas especies, un solo testículo. Los testículos se localizan en el parénquima, en una posición bastante constante. De hecho, la posición de las gónadas es de gran importancia para la identificación de las especies.

De cada testículo surge un vaso eferente; los vasos se unen anteriormente formando un vaso deferente común que se abre en la bolsa del cirro (Fig. 12.7). En algunas especies los vasos eferentes penetran en la bolsa del cirro independientemente. La bolsa del cirro (o saco del cirro) tiene forma de saco y se localiza en el extremo terminal del aparato reproductor masculino. En su interior se encuentran la vesícula seminal, las glándulas prostáticas y el cirro protrusible (Fig. 12.7). En algunas trematodos se ha constatado la existencia de un pene permanente; en otros la vesícula seminal se localiza fuera de la bolsa del cirro y recibe el nombre de vesícula seminal externa (Fig. 12.7). No todos los trematodos poseen saco del cirro; en algunos, el vaso deferente se comunica directamente con el exterior mediante el poro genital.

Los espermatozoos formados en los testículos son conducidos a través de los vasos eferente y deferente hasta la vesícula seminal, donde quedan almacenados. Durante la cópula, el esperma es evacuado por medio del cirro, que se inserta en el atrio genital del aparato reproductor femeni-

no. Se cree que las glándulas prostáticas unicelulares, que rodean y desaguan en el cirro, segregan un líquido que facilita la supervivencia de los espermatozoos.

● SISTEMA REPRODUCTOR FEMENINO. El sistema reproductor femenino incluye, generalmente, un único ovario localizado en el parénquima, anterior o posteriormente a los testículos, según la especie. Los óvulos (en realidad ovocitos secundarios) se forman dentro del ovario, órgano que abandonan mediante un corto oviducto que se comunica con una minúscula cámara que es el ootipo. Existen otras tres estructuras que desaguan en el ootipo: (1) las glándulas de Mehlis, que es un racimo de células glandulares que rodean el ootipo, y en él desaguan independientemente; (2) el conducto vitelino común, que recibe los materiales formados en las glándulas vitelinas mediante los conductos vitelinos izquierdo y derecho, y que, a su vez, los deposita en el ootipo; (3) el conducto del receptáculo seminal (ausente en algunas especies), que también se abre en el ootipo.

En algunas especies existe una cuarta estructura: el reservorio vitelino, que es un ensanchamiento del conducto vitelino común. La función de este reservorio es la de almacenar temporalmente los materiales vitelinos.

La función de las sustancias segregadas por las glándulas de Mehlis se ha creído hasta hace poco que únicamente estaba relacionada con la formación de la cáscara del huevo, pero Stephenson (1947) y Johri y Smyth (1955) han demostrado claramente que no es así, dado que la cáscara del huevo de los trematodos es rica en diferentes proteínas, fenoles y fenolasas, materiales que no se encuentran en las glándulas de Mehlis. Por tanto, se han sugerido varias funciones: (1) estas glándulas segregan un líquido que incrementa el proceso de endurecimiento o curtido de los huevos recién formados al mantener constante el pH apropiado, el potencial redox, etc. (2) La secreción de estas células origina la liberación de los glóbulos constituyentes de la cáscara formados en las glándulas vitelinas. (3) La secreción forma una delgada membrana (todavía no demostrada) alrededor de las céltulas que forman el huevo, y la cáscara se arma a partir del interior de esta membrana. (4) La secreción lubrifica el útero, facilitando el paso de los huevos. (5) La secreción activa los espermatozoos, que pasan al ootipo. Todas o algunas de estas hipótesis pueden ser válidas, por lo que las investigaciones en este campo merecen una mayor atención.

Se conoce con exactitud la función de las glándulas vitelinas. Además de contribuir con material vitelínico que se incorpora al huevo, las glándulas vitelínicas segregan unos grandes glóbulos, conocidos como glóbulos de la cáscara, que rodean a los huevos en desarrollo y que cuando llegan a cementarse y endurecerse forman la cáscara del huevo. Este proceso de endurecimiento incluye el curtido de las proteínas (esclerotina) presentes en los glóbulos por parte de la quinona. De esta forma, las glándulas vitelinas contribuyen a la formación del huevo con la secreción del vitelo y de los materiales necesarios para la consecución de la cáscara. En un próximo apartado se facilitan más detalles del proceso de formación de la cáscara del huevo.

El útero, que está contiguo al ootipo, es un tubo largo, a menudo con circunvoluciones, mediante el cual los huevos ya formados son transportados al exterior. En algunos trematodos, el extremo distal del útero es musculado, lo que facilita la expulsión de los huevos mediante movimientos peristálticos. Esta porción muscular recibe el nombre de metratermo. La porción terminal del útero se comunica con el atrio genital, que en muchas especies es la cámara común donde también se abre el cirro. El atrio se comunica con el exterior mediante el poro genital.

Durante la autofecundación, o durante la fecundación cruzada (mucho más frecuente la segunda), el cirro se evagina (esto es, la superficie interior se convierte en exterior, de forma muy similar a como se da la vuelta a un calcetín) y se inserta en la abertura femenina. Los espermatozoos introducidos atraviesan el útero y se almacenan en el receptáculo seminal, desde donde pasan al ootipo, donde tiene lugar la fecundación y la formación de los huevos.

Algunas especies poseen canal de Laurer. Este tubo se origina en la superficie del ootipo y se dirige dorsalmente a través del parénquima, pudiendo comunicarse, o no, con el exterior. Si se abre al exterior puede servir como vagina, al menos en trematodos ancestrales.

Las glándulas vitelinas, o vitellaria, son grupos de glándulas (acinos) situadas normalmente a ambos lados del cuerpo, pero que en algunas especies se unen a la altura de la línea media del cuerpo. De estos acinos parten los conductos vitelinos. Los conductos que surgen de los acinos localizados en la parte izquierda del cuerpo se unen para formar el conducto vitelino izquierdo, y los que se encuentran en la región derecha del cuerpo se unen formando el conducto vitelino derecho. Ambos conductos pueden converger formando el conducto vitelino común que pene-

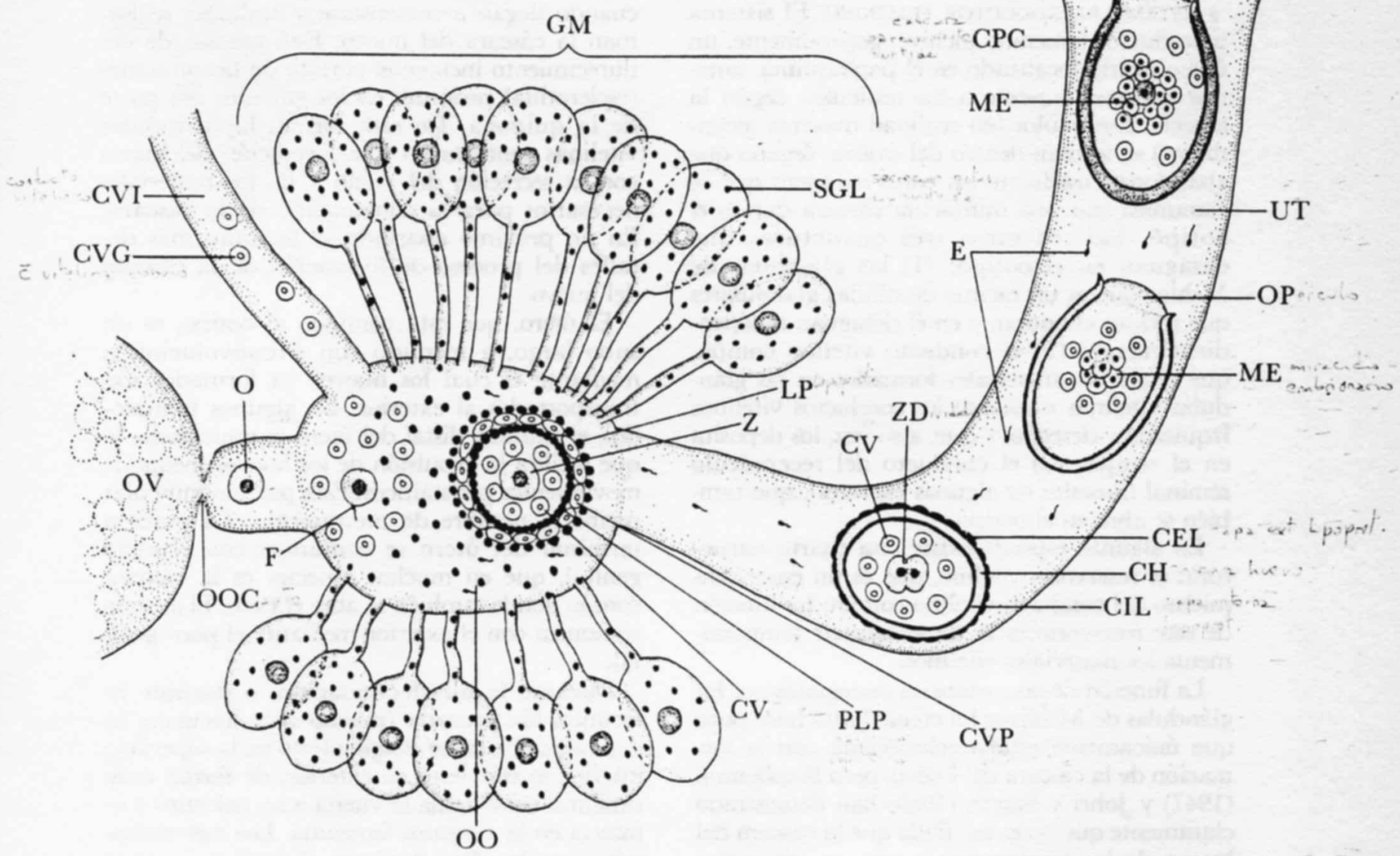


Fig. 12.8. Dibujo esquemático que muestra la formación de los constituyentes del huevo de los trematodos digenéticos. (Véase en el texto la descripción del proceso.) CH, cáscara del huevo; F, fecundación; CIL, capa interna de lipoproteína; LP, lipoproteína; SGL, secreción de gotas de lipoproteina; PLP, patrón de lipoproteína; ME, miracidio embrionario; GM, glándulas de Mehlis; O, óvulo; CEL, capa externa de lipoproteína; OO, cotipo; OOC, oocapto; OP, opérculo; OV, ovario; CPC, cáscara parcialmente curtida rodeada por la capa lipoproteica; E, esperma; UT, útero; CV, célula vitelínica; CVG, célula vitelínica (glóbulo); CVP, célula vitelínica (proteínas, fenoles y fenolasas); CVI, conducto vitelínico; Z, zigoto; ZD, zigoto dividido.

tra en el ootipo, o pueden acceder al ootipo por separado.

FORMACION DEL HUEVO. El huevo de los trematodos digenéticos posee una cáscara bastante compleja. Esta cáscara está compuesta por una resistente capa de proteína curtida que está recubierta por un delgado estrato de lipoproteína. Smyth y Clegg (1959) han hecho un detallado estudio de la formación del huevo de los trematodos digenéticos. Lo que sigue es un breve resumen de este estudio.

Los óvulos que abandonan periódicamente el ovario pasan al ootipo. La salida de los óvulos es, probablemente, controlada por un esfínter muscular, el oocapto, situado en la unión del ovario con el oviducto. Dentro del ootipo, el óvulo es rodeado por los glóbulos vitelínicos procedentes de las glándulas vitelínicas. Bajo la influencia de las glándulas de Mehlis (la misión exacta se desconoce), algunos de los glóbulos vitelínicos se unen, formando una cáscara semilíquida. Los restantes glóbulos se hallan dentro de la cáscara, junto al óvulo (ya zigoto) y actúan como material vitelínico de reserva en las siguientes etapas del desarrollo. La forma y el tamaño del huevo viene determinada, en parte, por la forma del útero.

Los precursores de la cáscara segregados por las glándulas vitelínicas son proteínas, fenoles y fenolasas. Cuando estos materiales se cementan, curten y endurecen, el huevo abandona el útero (Fig. 12.8).

Además de los precursores segregados por las glándulas vitelínicas, las glándulas de Mehlis también contribuyen al proceso. Concretamente, uno de los tipos de células de estas glándulas segrega una lipoproteína que rodea a la cubierta proteica. Un segundo tipo de células segrega una sustancia mucosa que lubrifica el útero y facilita el paso de los huevos. En *Fasciola hepatica*, Clegg (1965a) ha comprobado que la lipoproteína de las glándulas de Mehlis sirve como patrón para la acumulación de los precursores de la cáscara. En otras palabras, en esta especie, y quizá en otras, existe una capa de lipoproteína externa a la de proteína y otra que se dispone en el interior de la capa proteica. Estas lipoproteínas contienen un 61 por 100 de proteína, un 38 por 100 de lípidos y un 1 por 100 de hidratos de carbono, incluyendo hexosamina. La mayoría de los lípidos son colesterol y triglicéridos. Sólo existe una pequeña cantidad de fosfolípidos.

Existen excepciones al proceso de formación del huevo anteriormente reseñado. Por ejemplo, en *Syncoclium spathulatum*, un parásito de las branquias del pez volador, *Prognichthys*, Coil y Kuntz (1963) han comprobado que los componentes proteicos y fenólicos de la cáscara son segregados por la pared uterina, y se depositan sobre una delgada membrana patrón producida por la glándula de Mehlis. Se ha sugerido también que en *Schistosoma mansoni* la pared uterina puede producir las sustancias necesarias para la formación de la cáscara (Gönnert, 1955).

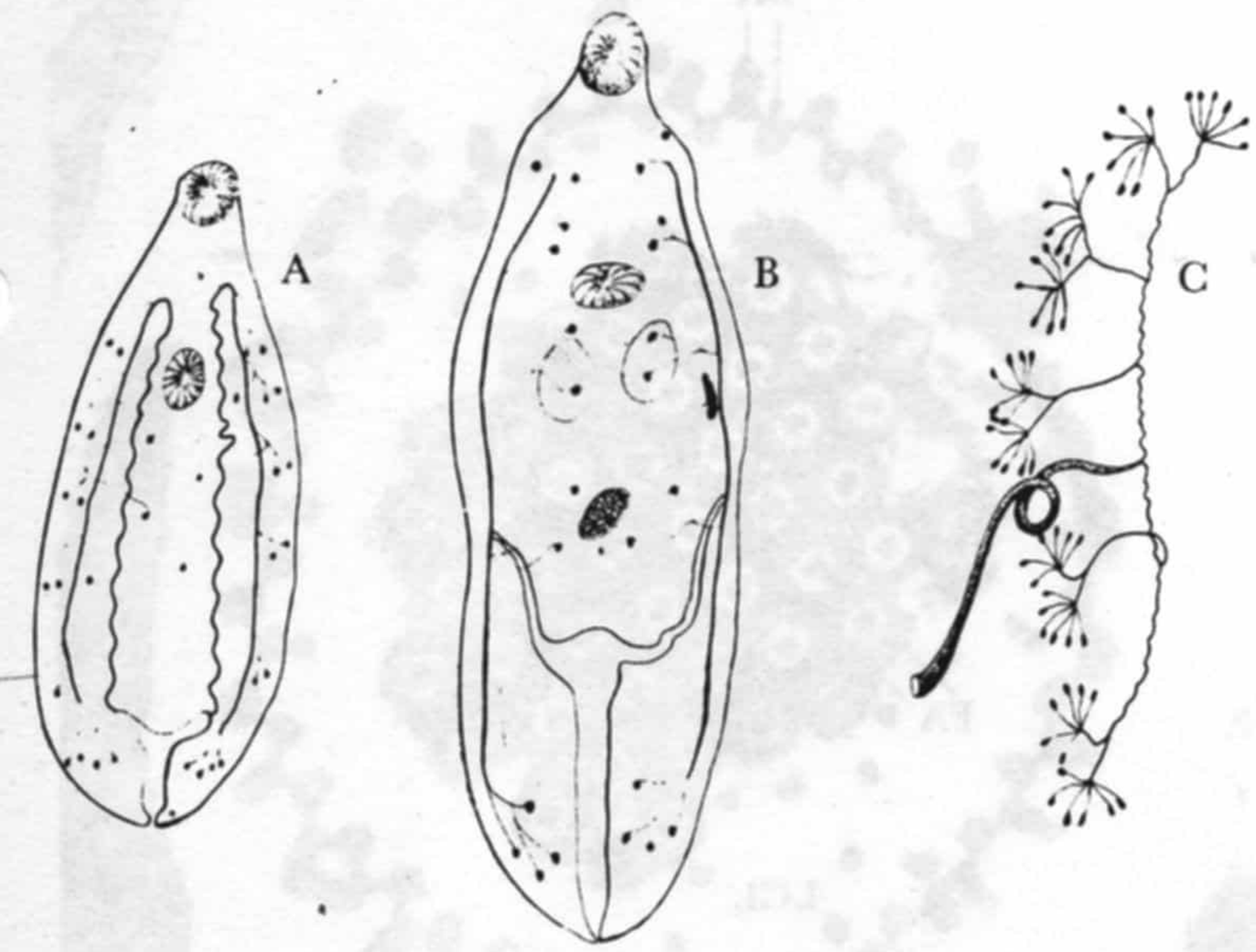


Fig. 12.9. Modelos de células en llama de algunos trematodos digenéticos. A. Modelo de *Opisthorchis pedicellata* (Opisthorchiidae). **B.** Modelo de *Dicrocoelium* sp. (Dicrocoeliidae). C. Mitad derecha del sistema de células en llama de *Otodistomum* sp. (Azygiidae). (Copiado de Faust, 1932.)

● *Sistema excretor.* El sistema excretor u osmorregulador de los trematodos digenéticos es del tipo protonefridial. En estos gusanos, la disposición de las células en llama de cada uno a lo largo de los tubos colectores es tan uniforme en un taxón determinado que Faust (1919) ha propuesto la utilización de este modelo de disposición (conocido como modelo de células en llama) como instrumento taxonómico indicador de las relaciones filogenéticas. Por ejemplo, dos trematodos que posean idénticos rasgos anatómicos y que tengan un mismo modelo de células en llama deben ser considerados como pertenecientes al mismo género. El concepto de Faust se ha aceptado ampliamente a pesar de las excepciones que existen a esta regla general. Las fórmulas de las células en llama se utilizan actualmente no sólo para indicar las relaciones existentes entre trematodos adultos, sino también para demostrar las afinidades entre los estados larvarios (metacercarias y cercarias) y el adulto. La disposición de las células en llama puede expresarse mediante una fórmula. Por ejemplo, el modelo encontrado en *Opisthorchis pellicellata*, un parásito de la vesícula biliar de peces (Fig. 12.9), puede esquematizarse así*:

$$2[2 + 2 + 2 + 3 + 3 + 3 + 2] = 34$$

La fórmula de *Dicrocoelium dendriticum* un parásito del hígado de la oveja (Fig. 12.9)*, puede ser expresada así:

$$2[2 + 2 + 2 + 2 + 2 + 2] = 24$$

La fórmula de *Otodistomum veliporus*, parásito de las rayas y mantas de Inglaterra (Fig. 12.9), puede expresarse así*:

$$2[(6 + 6) + (6 + 6) + (6 + 6) + (6 + 6) + (6 + 6)] = 120$$

Los túbulos colectores vacían en una vesícula excretora común. Esta vesícula es única y se comunica con el exterior mediante un poro localizado en el extremo posterior del cuerpo, o cerca de él. De nuevo, la forma de la vesícula es

* El lector debe contemplar la Fig. 12.9 para una correcta comprensión de cómo la fórmula representa la disposición de las células en llama.

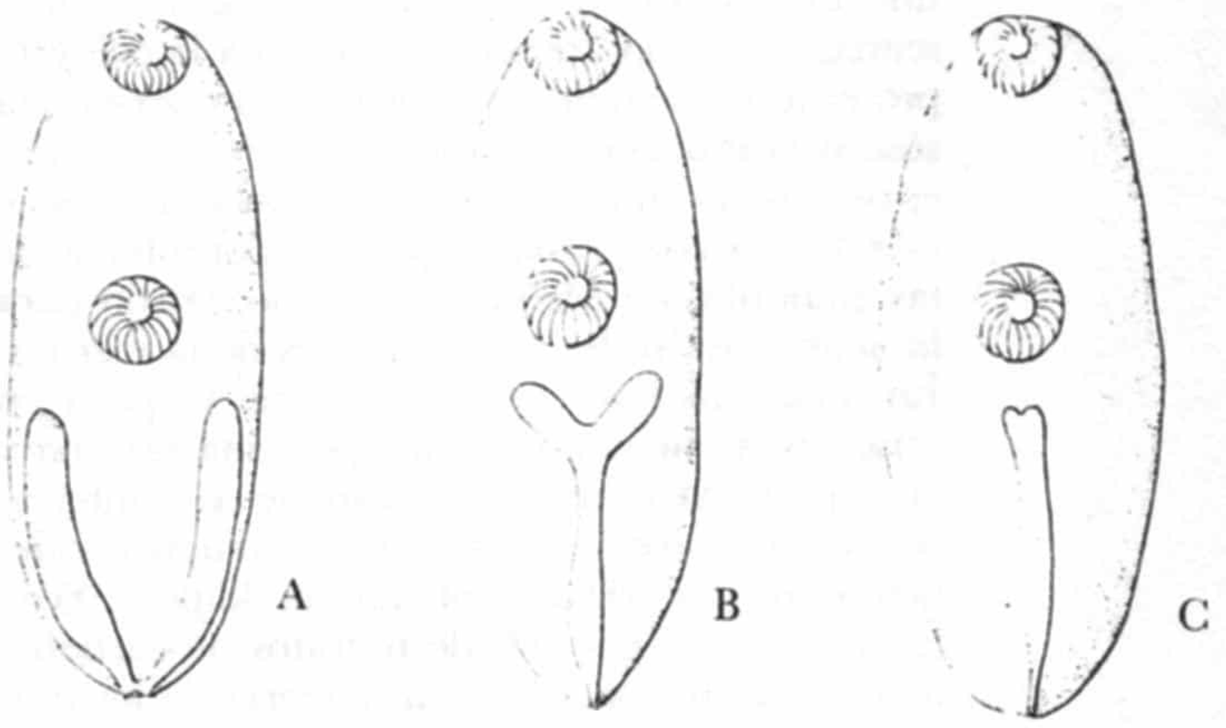


Fig. 12.10. Distintas formas de las vesículas excretoras de los trematodos digenéticos. A. Vesícula en forma de V. **B.** Vesícula en forma de Y. **C.** Vesícula en forma de I.

utilizada como carácter taxonómico. La forma puede ser en forma de Y, de V o de I (Fig. 12.10). Entre los miembros de la familia Lecithodendriidae, por ejemplo, la mayoría poseen una vesícula excretora en forma de V, y entre la familia Plagiorchiidae predomina la vesícula con forma de Y.

Las células en llama, que son los mecanismos colectores de este tipo de sistema excretor, ofrecen un interés indudable. Las micrografías electrónicas (Fig. 12.11) han revelado la presencia de verdaderos cilios, con la clásica disposición de 9-2 de los microfilamentos.

Aunque se sabe que el sistema excretor interviene en los procesos de excreción y osmorregulación, no conocemos todos los detalles relacionados con estas funciones. Por ejemplo, la fosfatasa alcalina se encuentra presente en las paredes que tapizan los túbulos colectores y en las células en llama, pero no en el lumen. La concentración de este enzima es mayor en la porción del túbulo que está próxima a la célula en llama. La función exacta de este enzima se desconoce, aunque se sospecha que está relacionada con la transferencia selectiva de sustancias químicas.

El huevo

Los huevos ovoides de los trematodos digenéticos son típicamente operculados; es decir, poseen una estructura a modo de tapadera en uno de sus extremos (Fig. 12.12). Gönnert (1962) ha presentado un estudio acerca de la formación del opérculo. En algunas especies existe una minúscula proyección en el extremo opuesto. Por otra parte, los huevos de los esquistosomas carecen de opérculo. La cáscara se rompe durante el proceso de eclosión. Dentro de la cáscara, el miracidio, total o parcialmente desarrollado, se encuentra rodeado por los glóbulos vitelínicos, dentro de la membrana vitelina. Esta última se forma durante el desarrollo del miracidio por la fusión de pequeñas células somáticas superficiales.

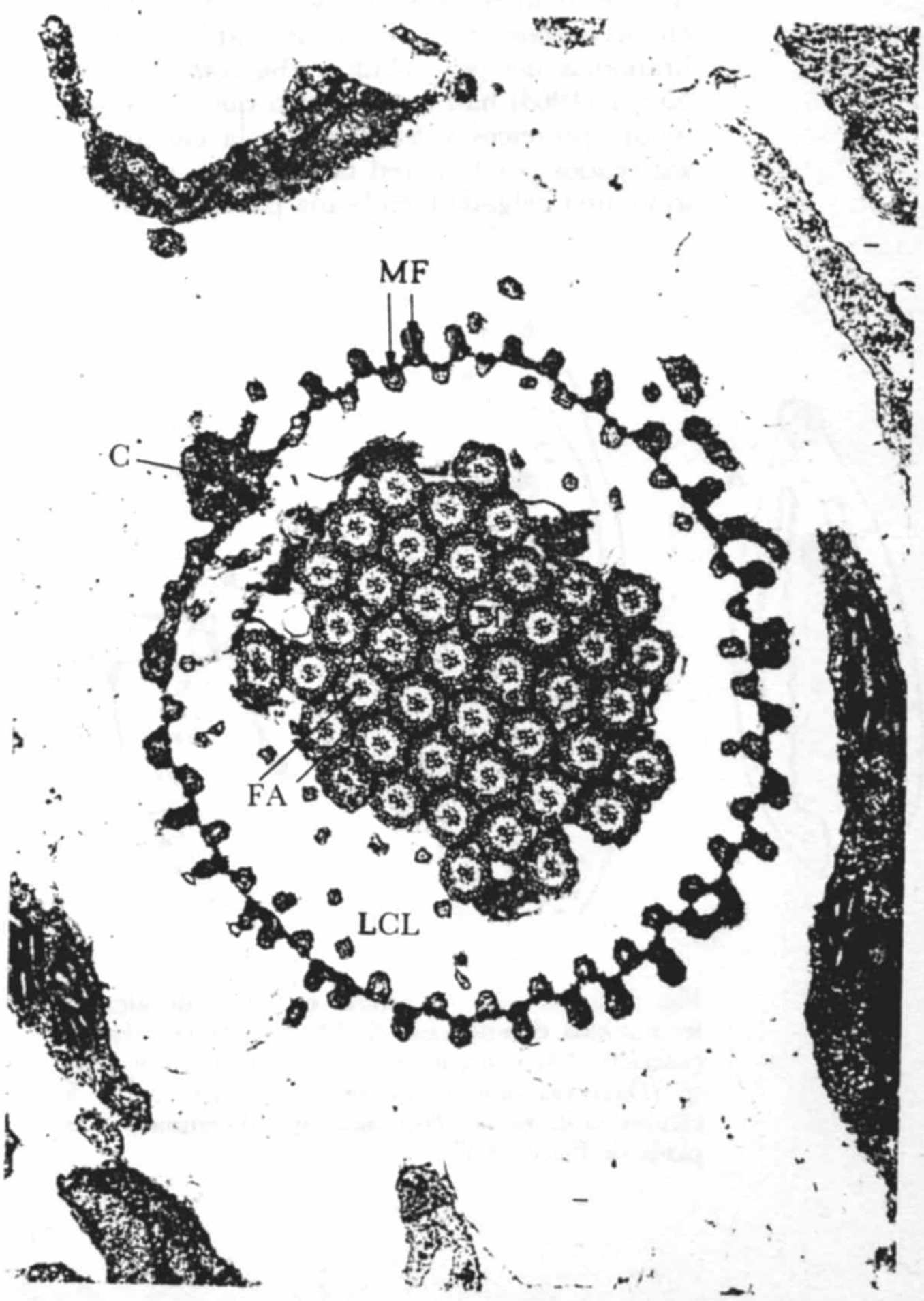


Fig. 12.11. Célula en llama de trematodo. Micrografía electrónica de un corte transversal de una célula en llama. FA, filamento axial; C, conducto; LCL, lumen de la célula en llama; MF, microfibrillas. (Cortesía del Dr. E. Rifkin.)

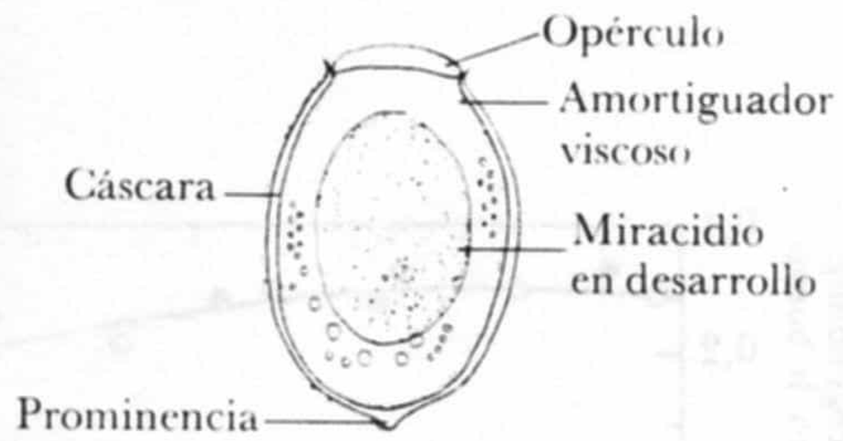


Fig. 12.12. Huevo característico de trematodo digenético. La capa de proteína curtida se encuentra encerrada entre las dos delgadas capas lipoproteicas. La capa lipoproteica interna puede estar ausente en algunas especies.

Rowan (1956, 1957) ha comunicado la existencia de un cojín viscoso y granular en el huevo operculado de *Fasciola hepatica*, inmediatamente debajo del opérculo; este investigador opina que el proceso de eclosión se inicia por la secreción interna (probablemente por parte del miracidio) de una enzima proteolítica y por la expansión del cojín granular. Esta enzima catalizadora de la eclosión se segrega en respuesta a la exposición a la luz. La enzima disuelve el material cementante que fija el opérculo, que de estar forma se abre. La expansión del cojín granular, unida a la exosmosis de sales y otros materiales, también colabora en el proceso. El amortiguador parece un coloide, compuesto parcialmente por proteína, que cambia de gel a sol durante el proceso de expansión.

Más recientemente, Wilson (1968) ha presentado otra interpretación. Según él, el miracidio completamente desarrollado es el responsable de

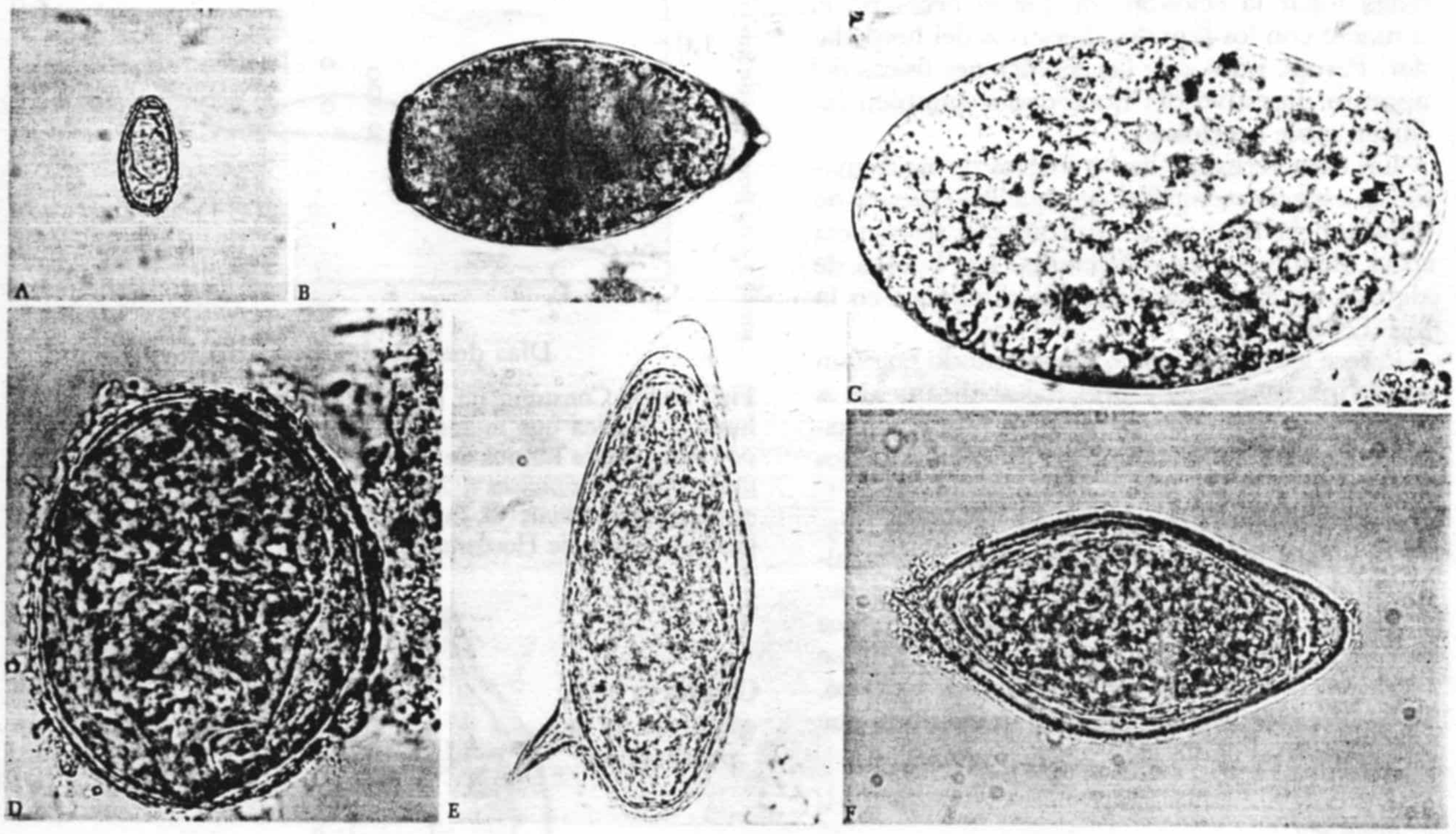


Fig. 12.13. Huevos de algunos trematodos digenéticos parásitos del hombre. A. Huevo de *Opistorchis* (=*Clonorchis*) *sinensis*, 27-35 por 12-20 μ, con forma de botella, opérculo en el extremo más delgado. B. Huevo de *Paragonimus westermani*, 80-118 por 60 μ, oval, con opérculo en el extremo aplanado. C. Huevo de *Fasciolopsis buski*, 130-140 por 80-85 μ, elipsoidal, opérculo poco visible. D. Huevo de *Schistosoma japonicum*, 70-100 por 50-65 μ, redondo u oval, con una corta espina lateral y sin opérculo. E. Huevo de *Schistosoma mansoni*, 114-175 por 45-68 μ, alargado y oval, con una gran espina lateral y sin opérculo. F. Huevo de *Schistosoma haematobium*, 112-170 por 40-70 μ, con forma de huso y con espina posterior terminal, sin opérculo. (Todas las fotomicrografías cortesía del Ward's Natural Science Establishment, Inc., Rochester, New York.)

la alteración de la permeabilidad de la membrana en la superficie cóncava interna del cojín viscoso, que está compuesto por una mucoproteína fibrilar compleja. Como resultado de este proceso el cojín se hidrata cuando los líquidos del huevo atraviesan la ahora más permeable membrana. El cojín aumenta de volumen y comprime el miracidio. La presión ejercida se transmite al opérculo que, finalmente, se abre. Tanto el miracidio como el cojín son expelidos por la hipertonicidad del contenido de los huevos.

Como ya se ha mencionado, los huevos de algunas especies eclosionan en el agua y el miracidio que surge de ellos, que es una forma libre y nadadora, penetra en el primer hospedador intermediario. En otras especies los huevos deben ser ingeridos por el molusco hospedador para que tenga lugar la eclosión, ya que es necesario el contacto con los líquidos digestivos del hospedador. Parece, pues, que las condiciones físicas del aparato digestivo del hospedador también influyen sobre la eclosión.

Las características de los huevos de los trematodos, especialmente los de aquellas especies de importancia médica, se utilizan con frecuencia en el diagnóstico de infecciones. Los huevos de algunas de estas especies están dibujados en la Fig. 12.13.

Parece ser que el huevo de trematodo no es un estado inactivo; al contrario, metabólicamente es bastante activo. Por ejemplo, y según Hortsmann (1962), el contenido de glucógeno de los huevos de *Fasciola hepatica* mantenidos a 25°C decrece durante el desarrollo del miracidio (Fig. 12.14). Esto indica que el miracidio utiliza hidratos de carbono y lípidos (vitelo) como fuente de energía. Dado que el metabolismo de lípidos es un proceso aerobio, es de esperar que se produzca un aumento del consumo de oxígeno. De hecho, Hortsmann (1962) ha demostrado que esto es cierto (Fig. 12.15).

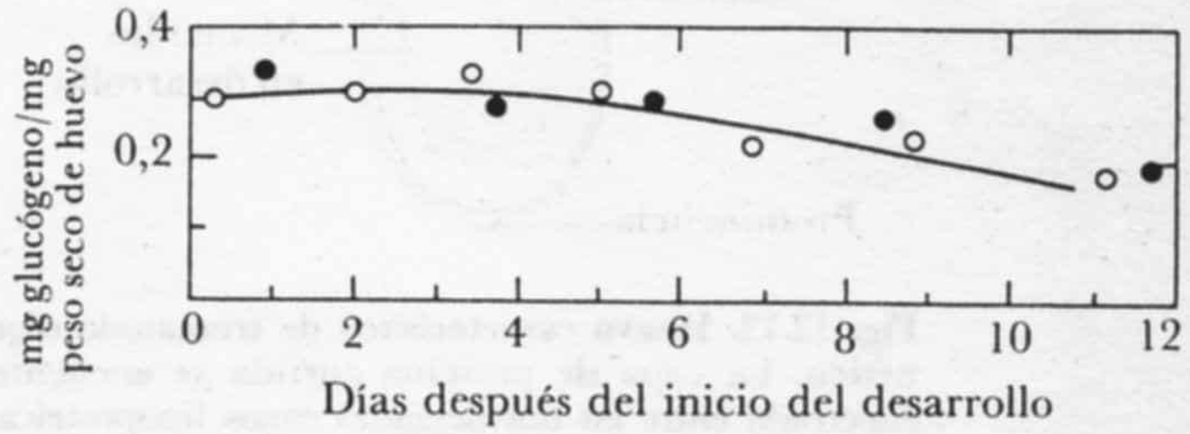


Fig. 12.14. Glucógeno en huevos. Gráfica que muestra la reducción del contenido en glucógeno de los huevos de *Fasciola hepatica* durante el desarrollo embrionario a 25°C. ○, huevos aislados de la vesícula biliar; ●, huevos aislados del útero del gusano. (Datos de Hortsmann, 1962.)

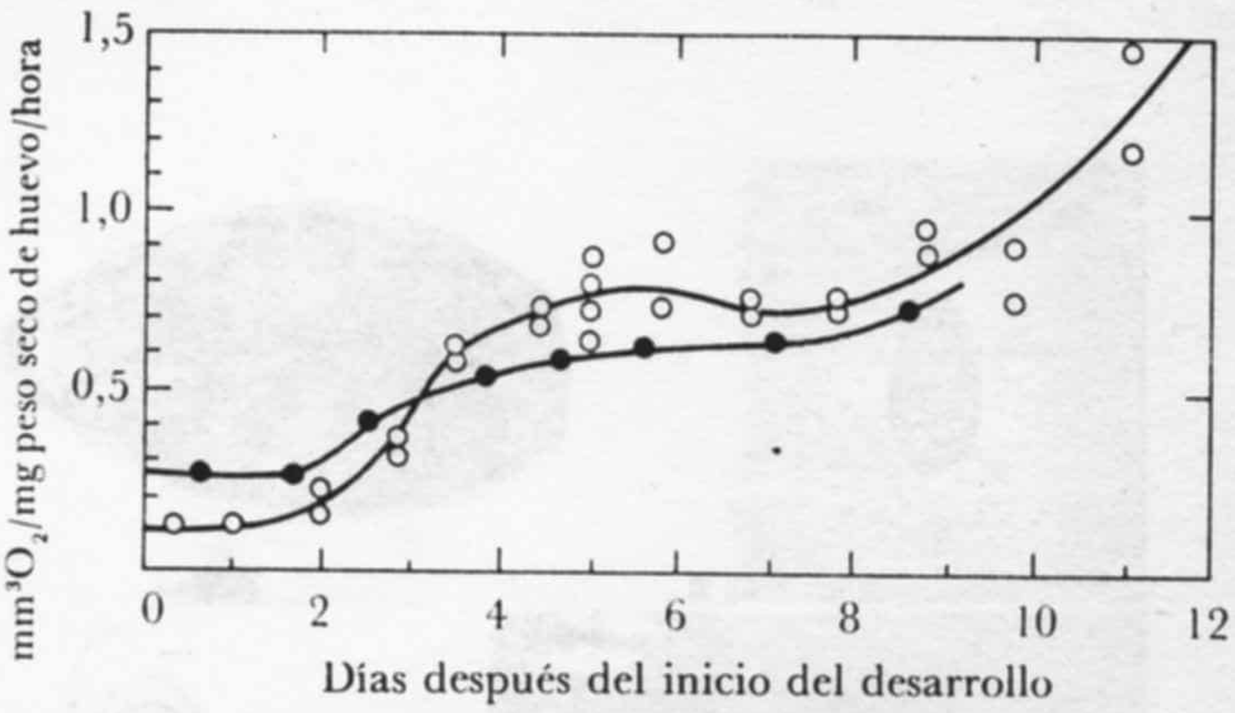


Fig. 12.15. Consumo de oxígeno por parte de los huevos. Gráfica que muestra el consumo de oxígeno por parte de los huevos de *Fasciola hepatica* durante el desarrollo embrionario a 25°C. ○, huevos obtenidos en la vesícula biliar; ●, huevos aislados del útero del gusano. (Datos de Hortsmann, 1962.)

El miracidio

Cuando el huevo eclosiona, la larva que origina recibe el nombre de miracidio. Esta larva es pequeña, ovoide, alargada y cubierta con láminas epidérmicas ciliadas aplanadas. La disposición de estas láminas sólo puede ser apreciada cuando se emplean técnicas de tinción por impregnación con plata.

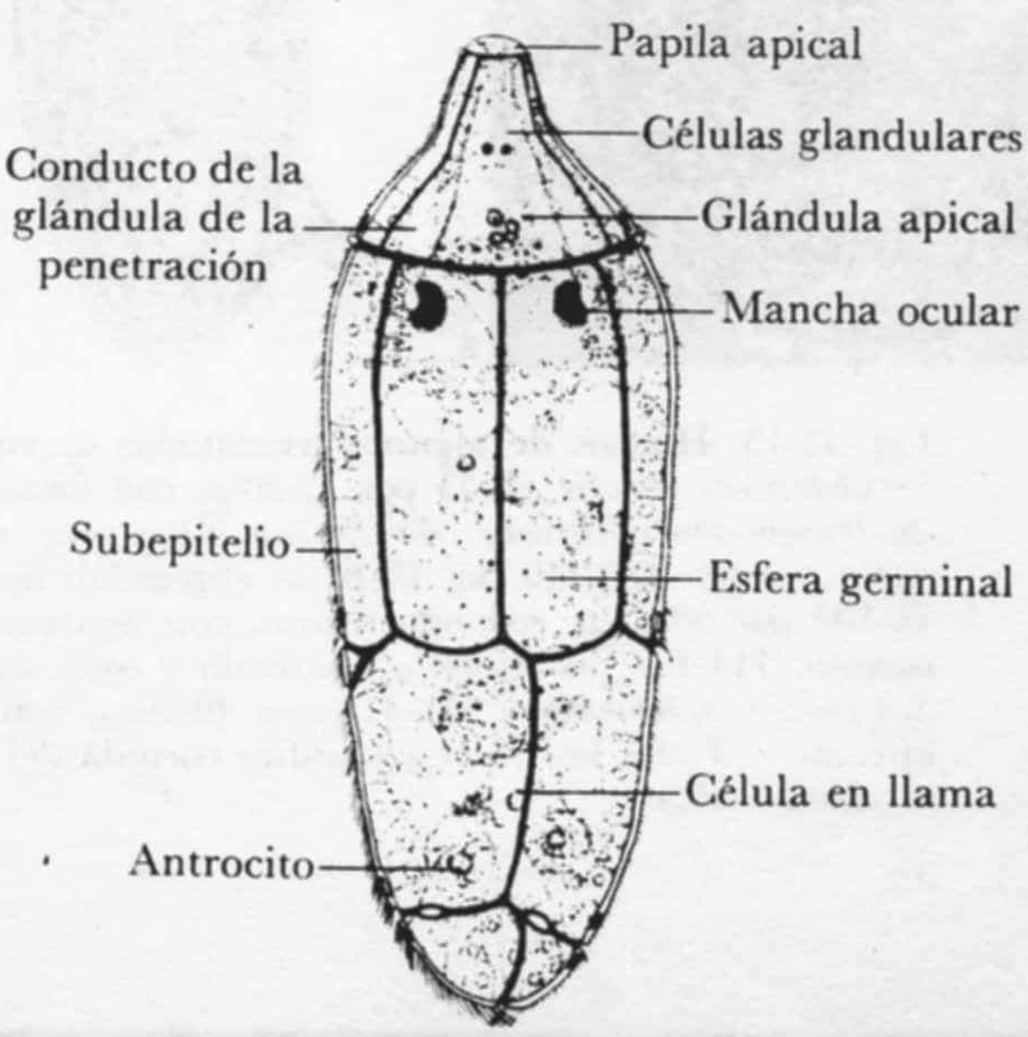


Fig. 12.16. Morfología del miracidio. Miracidio de *Heronimus* en el que aparecen las láminas epidérmicas ciliadas y algunas estructuras internas. (Modificado de Lynch, 1933.)

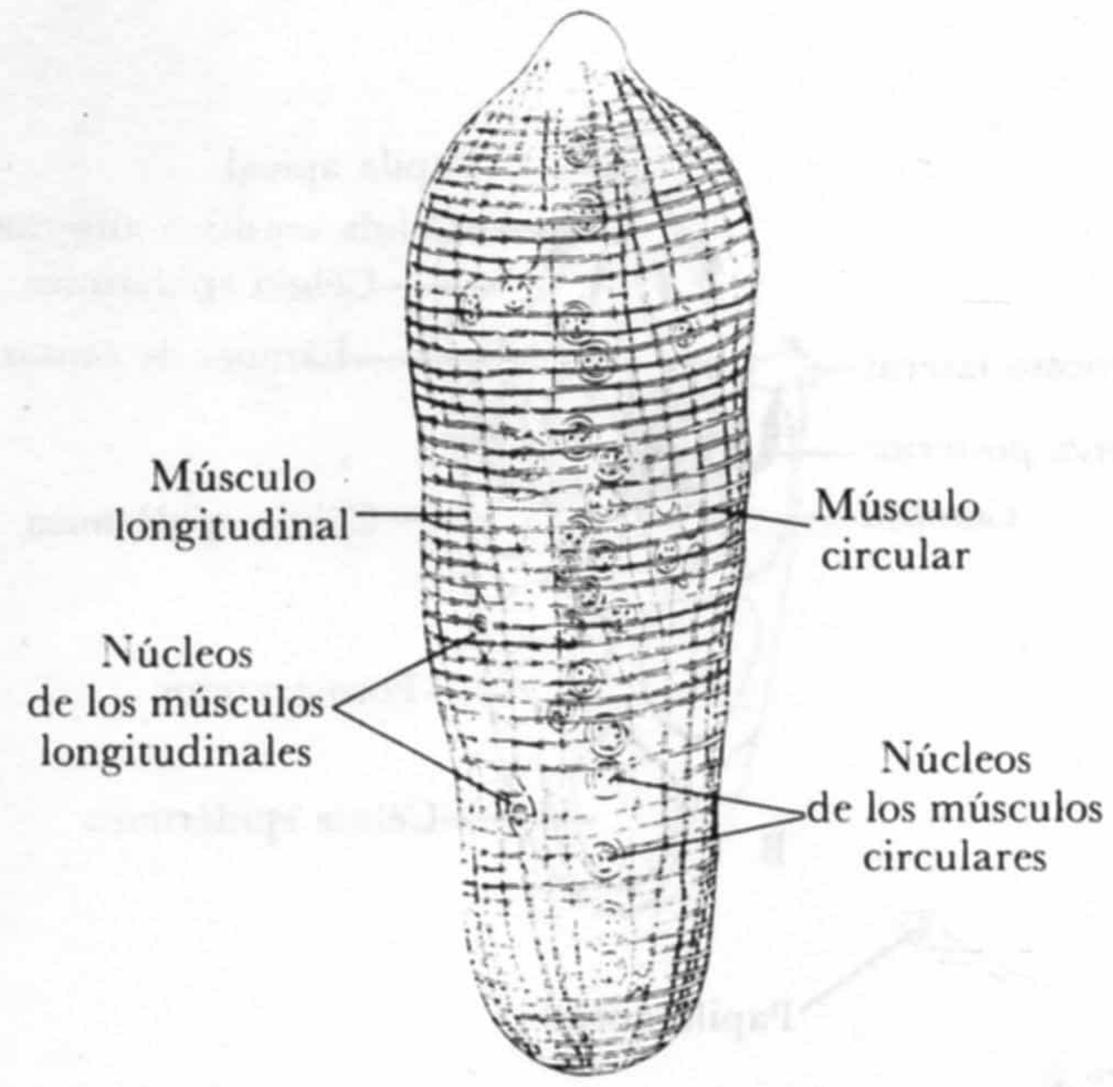


Fig. 12.17. Musculatura del miracidio. Disposición de la musculatura en el miracidio de *Posthodiplostomum cuticola.* (Copiado de Dönges, 1964.)

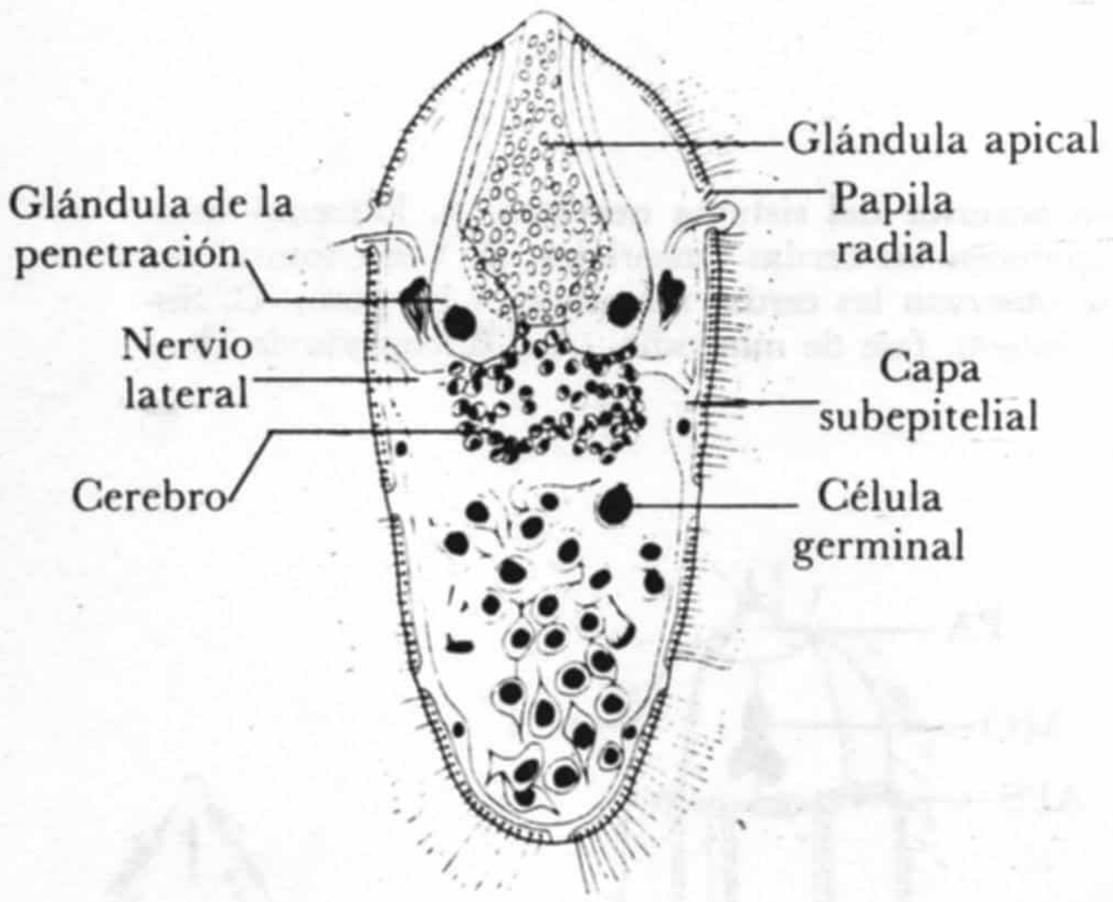


Fig. 12.18. Miracidio de *Schistosomatium douthitti* que muestra la glándula apical y las glándulas de penetración. (Copiado de Price, 1931.)

La disposición de las láminas ciliadas es bastante uniforme y de gran valor en la determinación de las relaciones filogenéticas (Fig. 12.16). Por ejemplo, los miembros de la familia Fasciolidae, que incluye los trematodos hepáticos, poseen 6 láminas en la fila más anterior, 6 en la siguiente y 3, 4 y 2 en las posteriores. Entre los equinostomas, la disposición es 6, 6, 4 y 2; en los anfistomas 6, 8, 4 y 2; en los estrigeidos, 6, 8, 4 y 3. Bennett (1936) ofrece una recopilación de los distintos modelos conocidos hasta entonces.

Por debajo de las láminas epidérmicas se disponen músculos circulares y longitudinales muy desarrollados (Fig. 12.17).

En el extremo anterior del miracidio se encuentra una papila apical móvil (Fig. 12.18). En la papila se encuentran cuatro filamentos que están conectados con células nerviosas que, a su vez, están en conexión con el ganglio cerebral. Dönges (1964) ha sugerido que estos filamentos son quimiorreceptores (Fig. 12.19). La glándula apical multinucleada se encuentra en el parénquima y se abre al exterior cerca de la papila apical. La secreción de esta glándula colabora en la disolución de los tejidos del hospedador durante el proceso de penetración del miracidio. Además de la glándula apical, existen unas glándulas auxiliares, que intervienen también en el proceso de penetración, situadas a ambos lados de aquélla. Estas glándulas también depositan enzimas histolíticas en la base de la papila (Fig. 12.18). La papila se invagina parcialmente durante el proceso de penetración, funcionando como una copa suctora en la que se vierte la secreción glandular (Dawes, 1960). Aparentemente, la invaginación de la papila es estimulada por un factor del hospedador (Cheng, 1968).

Los órganos sensitivos del miracidio pueden incluir dos, a veces tres, manchas oculares y papilas laterales, una a cada lado del cuerpo, entre la primera y segunda fila de láminas ciliadas. En algunas especies, como en *Parorchis acanthus,* un parásito alojado en el recto de gaviotas y flamencos, existen papilas sensitivas adicionales que se disponen en círculo en la misma hendidura (Fig. 12.20). El "cerebro" del miracidio es un gran ganglio cefálico, localizado en el parénquima, detrás de la región apical. De este centro nervioso parten fibras nerviosas en todas las direcciones que inervan los distintos tejidos del cuerpo.

El miracidio posee sistema excretor del tipo de células en llama. Los fluidos corporales que contienen los desechos del cuerpo son recogidos por cada una de las células en llama, que suelen ser dos o tres a cada lado, y se depositan en el exterior mediante dos poros excretores situados lateralmente en el cuerpo y a la misma altura (Fig. 12.21).

Durante la diferenciación del miracidio dentro de la cáscara del huevo, algunas células germinales quedan atrapadas en el parénquima y se transforman en esferas germinales al aumentar

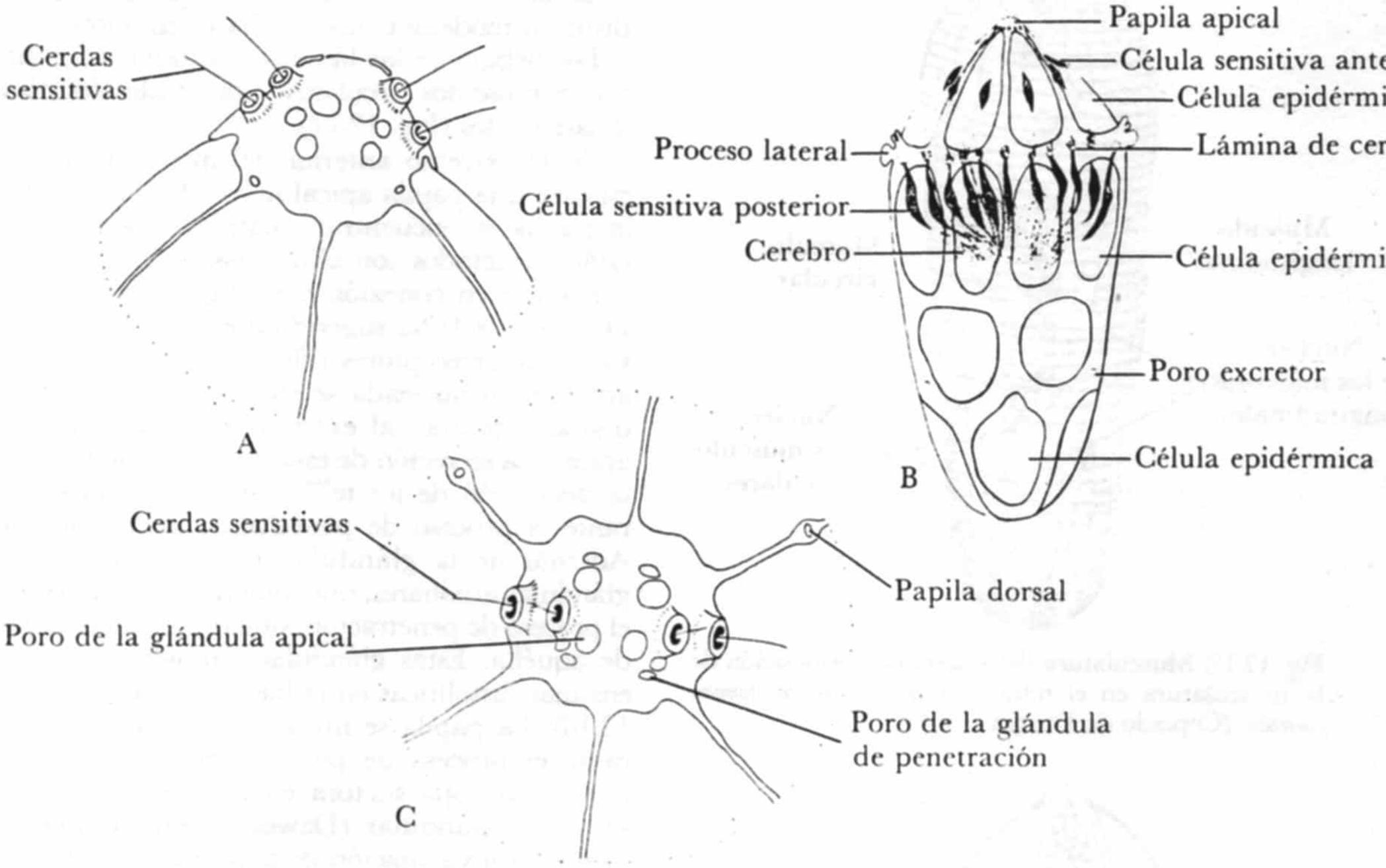


Fig. 12.19. Cerdas sensoriales del miracidio y porción anterior del sistema nervioso. A. Extremo anterior del miracidio de *Posthodiplostomum cuticola* en que aparecen las cerdas sensoriales. **B.** Vista frontal del extremo anterior del miracidio de *P. cuticula* en la que se observan las cerdas sensoriales y los poros. **C.** Sistema nervioso de la porción anterior de *Schistosomatium douthitti*, fase de miracidio. (**A** y **B**, copiado de Donges, 1964; **C**, copiado de Price, 1931.)

de tamaño y de número y quedar envueltas. Estas esferas van a dar lugar a la siguiente generación larvaria y se localizan en la parte posterior del cuerpo, generalmente.

Los miracidios pertenecientes a las familias Bucephalidae (gasterostomas) y Brachylaimidae son característicos, ya que las placas no llevan cilios, sino que éstos están situados en penachos que nacen de un tallo (Fig. 12.20).

Comportamiento. Como ya se ha dicho en el capítulo 2, el comportamiento del miracidio libre-nadador se ha estudiado en cierta medida

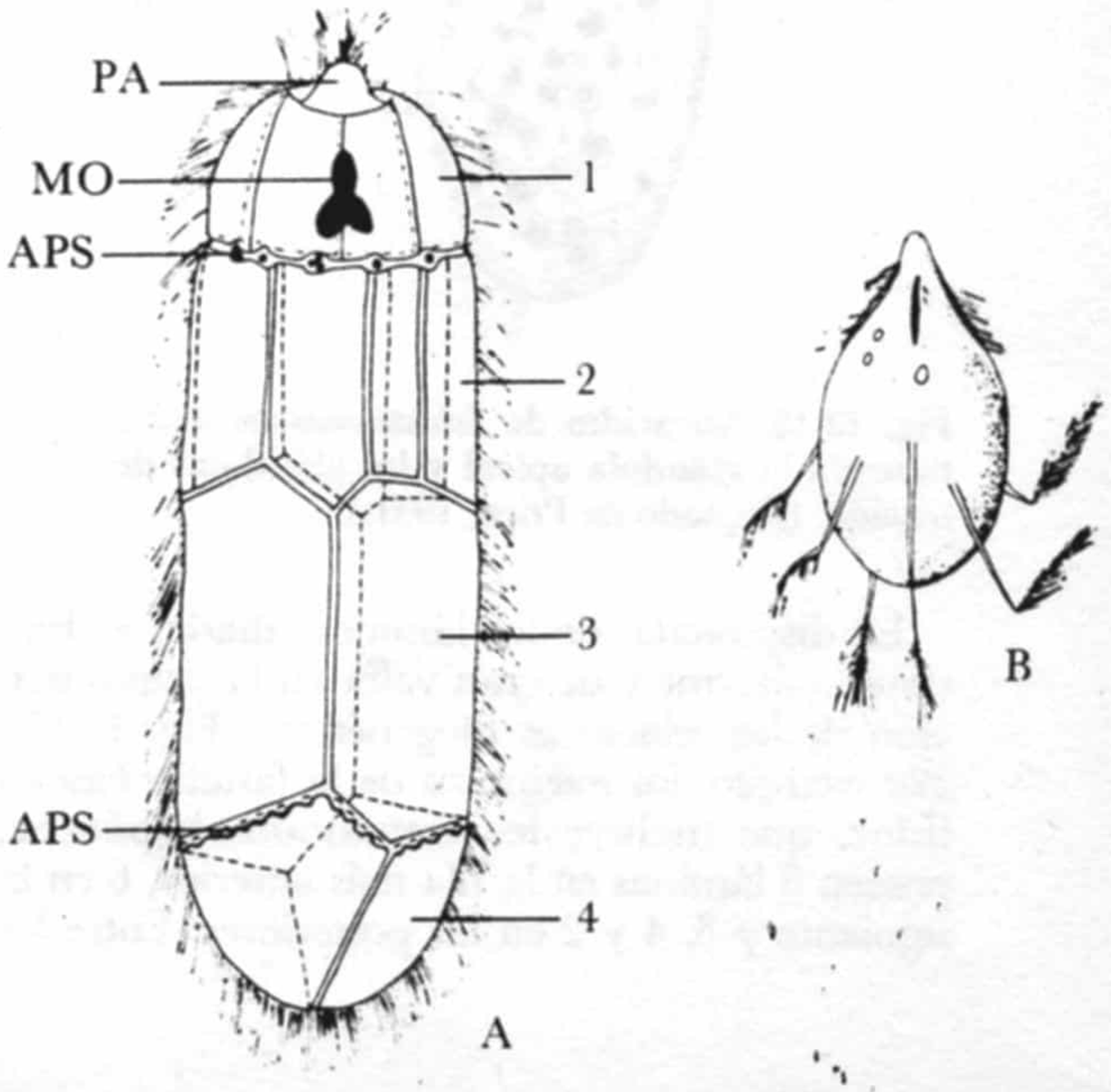


Fig. 12.20. Morfología del miracidio. A. Miracidio de *Parorchis acanthus* que muestra la localización de las papilas sensitivas. (Copiado de Rees, 1940.) **B.** Miracidio de un trematodo bucefálido con penachos de cilios en tallos. (Copiado de Woodhead, 1929.) PA, papila apical; MO, mancha ocular; APS, anillo de papilas sensitivas; 1, primera fila de láminas epidérmicas; 2, segunda fila de láminas epidérmicas; 3, tercera fila de láminas epidérmicas; 4, cuarta fila de láminas epidérmicas.

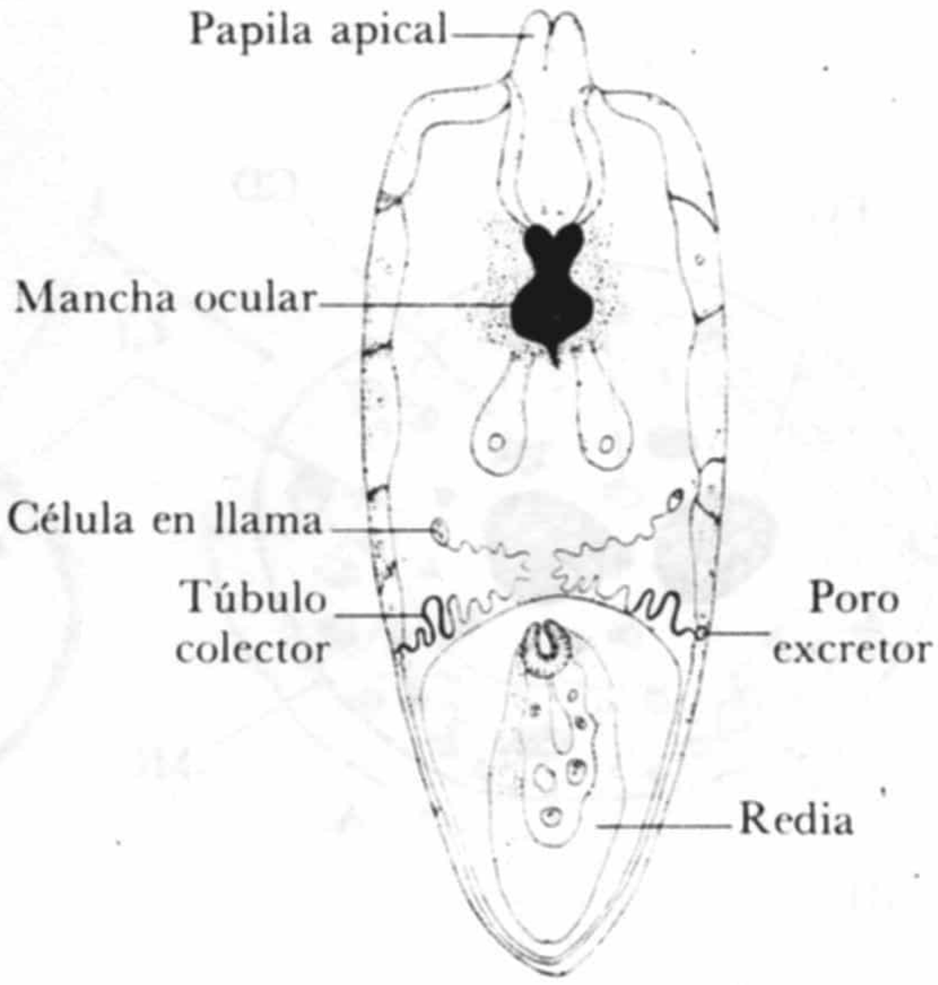


Fig. 12.21. Miracidio de *Parorchis acanthus* en el que se muestra el sistema osmorregulador (excretor). Es un miracidio raro, ya que encierra una redia totalmente desarrollada. (Copiado de Rees, 1940.)

en los últimos años. Del hecho de que la mayoría de los miracidios posean manchas oculares parece deducirse que estos organismos son fototácticos. En efecto, se ha comprobado que los miracidios de muchas especies son fototácticos positivos o negativos, con mayor frecuencia lo primero. Por otra parte, la respuesta fototáctica está influida por la temperatura ambiente. Por ejemplo, Takahashi y col. (1961) han constatado que a 15°C los miracidios de *Schistosoma japonicum* muestran un fototactismo positivo a intensidades de luz variables; sin embargo, si la temperatura se eleva a 20°C, sólo responden a intensidades de 2000 lux o menores. De esta forma, la correlación entre la respuesta fototáctica y la temperatura es lineal. Takahashi y col. han postulado que a una intensidad de luz constante, la velocidad en el agua del miracidio es función de la temperatura. Por ejemplo, con una intensidad de 2500 lux,

$$y = 0{,}075\,x - 0{,}315$$

siendo y la velocidad (mm/seg) y x la temperatura (°C).

De forma similar se ha constatado que la respuesta geotáctica del miracidio está influida por la temperatura. En el caso de *S. japonicum*, su geotactismo negativo innato está enmascarado por su fototactismo negativo, y, en consecuencia, el miracidio se desplaza hacia el fondo del medio acuático.

Se han llevado a cabo estudios similares con otras especies de digeneidos (Cheng, 1967), y la mayor parte de los investigadores están de acuerdo en que este modelo innato de comportamiento ayuda al miracidio a encontrar al hospedador (pág. 62), ya que, o bien orienta al parásito hacia el entorno del hospedador, o bien es el hospedador el que se comporta de forma similar, resultando en ambos casos una mayor proximidad de ambos.

Alimentación y metabolismo. Lo que ahora denominamos glándula apical se consideró en un tiempo un intestino rudimentario, pero no hay pruebas de que el miracidio ingiera alimento. Sin embargo, puede utilizar glucosa exógena. Bryant y Williams (1962) han estudiado la incorporación de glucosa marcada con C^{14} y de succinato por parte del miracidio de *Fasciola hepatica* y han comprobado que la glucosa marcada se incorpora en forma de hexosa fosfato, alanina, ácido fosfoenol pirúvico y ácido láctico, lo que sugiere la existencia de la ruta metabólica de Embden-Meyerhof (pág. 74). No hay pruebas de que el ciclo completo de Krebs funcione, aunque se han encontrado dos enzimas que intervienen en este ciclo, la succínico deshidrogenasa y la fumarasa.

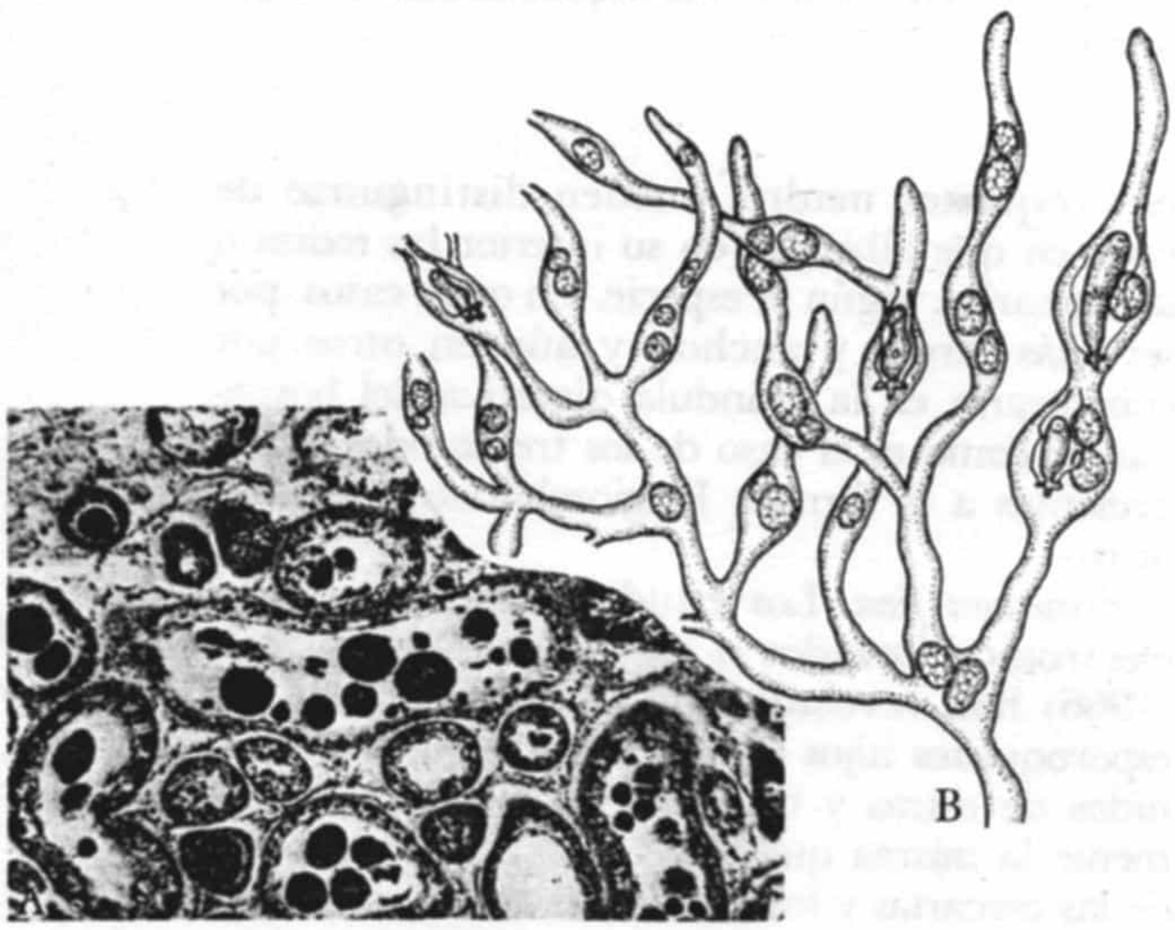


Fig. 12.22. Esporoquistes ramificados. A. Fotomicrografía que muestra un corte transversal del esporoquiste de *Bucephalus* sp. en la glándula digestiva de la ostra americana, *Crassostrea virginica*. **B.** Dibujo de una porción del esporoquiste ramificado de *Bucephalus* sp. (Según Cheng, 1970.)

El esporoquiste

La primera generación de esporoquistes, que se ha diferenciado de los miracidios, se encuentra frecuentemente entre los túbulos de la glándula digestiva del molusco hospedador. Sin embargo, en los trematodos pertenecientes a la familia Plagiorchiidae, la primera generación, o esporoquistes madre, son unos sacos poco visibles, en forma de capullo, que están adheridos al aparato digestivo de los caracoles (Cort y col., 1954), y en los esquistosomas los esporoquistes se localizan en los tentáculos o en el pie, dependiendo del lugar de entrada. La forma de los esporoquistes oscila entre la de capullo ovoideo y la de saco alargado con forma de salchicha, o la de estructuras ramificadas. Las formas ramificadas son características de las familias Bucephalidae, Heronimidae, Brachylaimidae y en menor grado de la familia Dicrocoeliidae, en la cual existen brazos ramificados que se extienden por los tejidos del hospedador (Fig. 12.22).

El grosor de la pared del esporoquiste varía en función de la edad y de la especie. La capa más externa, al igual que sucede en los siguientes estados del ciclo vital de los trematodos, está compuesta por un tegumento sincitial que sólo es visible con microscopio electrónico. Por debajo del tegumento existe una fina capa de tejido conectivo, conocida como membrana basal; debajo de ésta se hallan músculos dispuestos circularmente, seguidos por las células parenquimáticas que constituyen la capa interna (Fig. 12.23). En las especies cuyo esporoquiste posee una delgada pared, estas capas son difícilmente visibles. La cámara de incubación es un espacio hueco en el centro del esporoquiste, en el que se encuentran las esferas germinales que llegado el momento se diferenciarán para dar lugar a la siguiente generación. La cámara de incubación está rellena con un líquido. Los esporoquistes carecen de aparato digestivo, nervioso o reproductor, aunque existen células en llama. En algunas especies existe un inconspicuo poro genital, a través del cual salen las larvas de la siguiente generación; en las especies que carecen de poro genital, dichas larvas salen al exterior mediante la rotura de la pared del esporoquiste.

En algunas especies, los esporoquistes madre pueden dar lugar a esporoquistes hijos, y estos incluso a posteriores generaciones de esporoquistes. En otras especies, los esporoquistes madre originan de inmediato la siguiente generación larvaria (las redias), o incluso directamente las cercarias (véase Fig. 12.28). Aunque los esporoquistes hijos son similares en casi todo a los

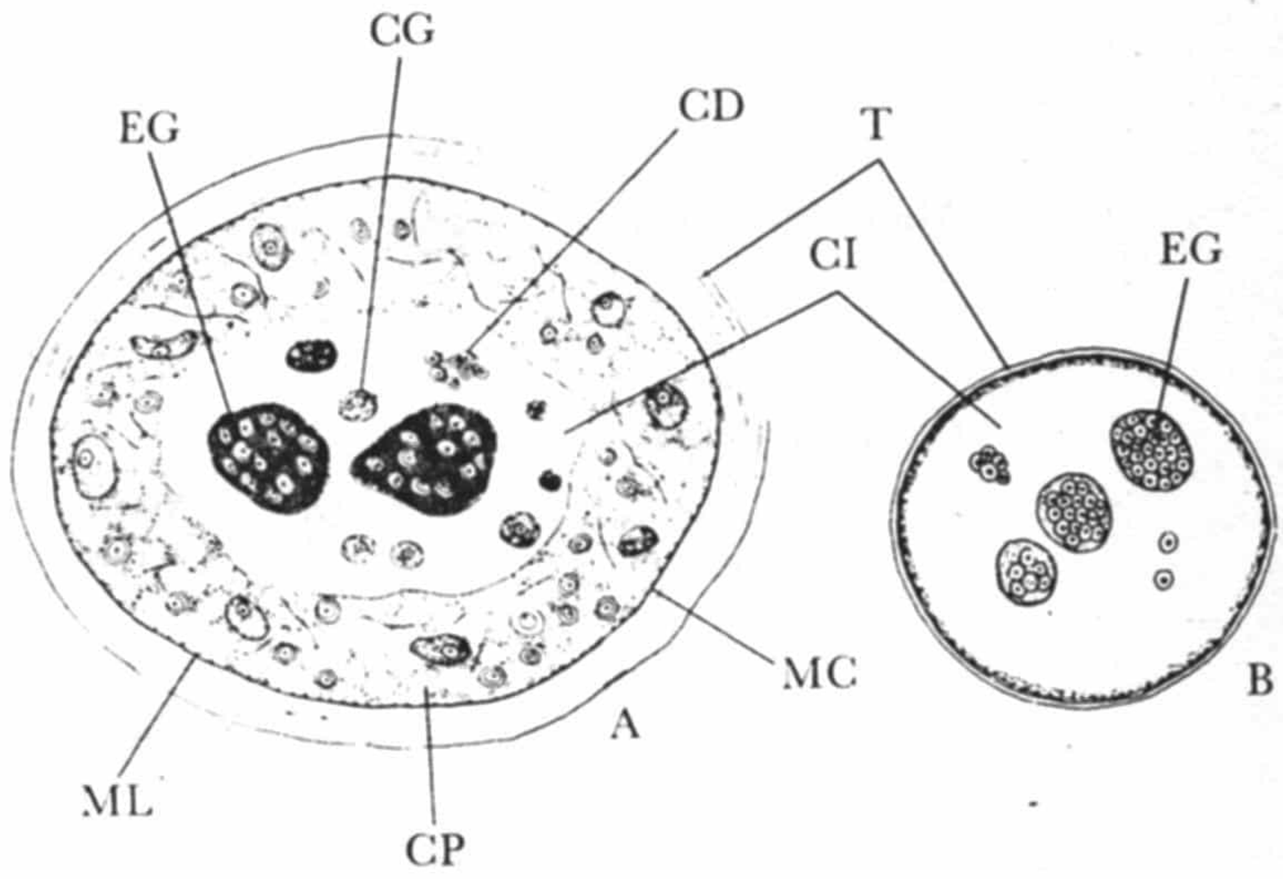


Fig. 12.23. Cortes transversales de esporoquistes. A. Corte transversal del esporoquiste joven de un bucefálido que muestra una capa bastante gruesa de células parenquimáticas englobadas por la musculatura de la pared del cuerpo. (Copiado de Tennent, 1906.) **B.** Corte transversal de un esporoquiste viejo que muestra la fina pared; la musculatura es indistinguible. CI, cámara de incubación; MC, músculos circulares lindantes con la membrana basal; EG, esfera germinal (cuarto estado embrionario); CG, célula germinal; ML, músculos longitudinales; CD, agregado de células desnudas (segundo estado embrionario); CP, células parenquimáticas; T, tegumento.

esporoquistes madre, pueden distinguirse de estos en que albergan en su interior las redias o las cercarias, según la especie. En otros casos, por ser más largos y anchos, y aún en otros por encontrarse en la glándula digestiva del hospedador, como es el caso de los trematodos pertenecientes a la familia Plagiorchiidae y algunos otros.

Estructura fina. Los estudios con microscopio electrónico llevados a cabo por James y col. (1966) han revelado que la estructura de los esporoquistes hijos de *Bucephalus haimeanus* obtenidos de ostras y caracoles de mar es esencialmente la misma que la de la superficie corporal de las cercarias y los adultos; es decir, poseen un tegumento compuesto por una capa externa y por otra interna. Sin embargo, se ha constatado que la capa externa sincitial posee núcleos y algunas, a veces ninguna, microvellosidades en el borde libre (Fig. 12.24), lo cual no es frecuente en los otros estados. Es de destácar que James y col. han afirmado poseer ciertas pruebas de que en el caso de los esporoquistes hijos de *Cercaria dichoto-*

ma, un parásito de pelecípodos marinos, la región nucleada de la capa externa del tegumento se pierde durante el desarrollo, quedando sólo una estrecha región citoplasmática con proyecciones en forma de dedos como superficie externa. Es ésta una interpretación dudosa, ya que Rifkin, en estudios con microscopio electrónico de los esporoquistes hijos de *Schistosoma mansoni*, ha encontrado numerosas microvellosidades que se proyectan desde la superficie del cuerpo hacia los tejidos de la glándula digestiva del caracol hospedador (Fig. 12.25). Esto induce a opinar que la composición de la pared del esporoquiste dada por James y col. (Fig. 12.24) corresponde a la de ejemplares jóvenes que cuando pierden la parte más externa del tegumento desarrollan microvellosidades, lo cual les permite aumentar la superficie de absorción y, quizá, la captación de ciertos nutrientes mediante pinocitosis.

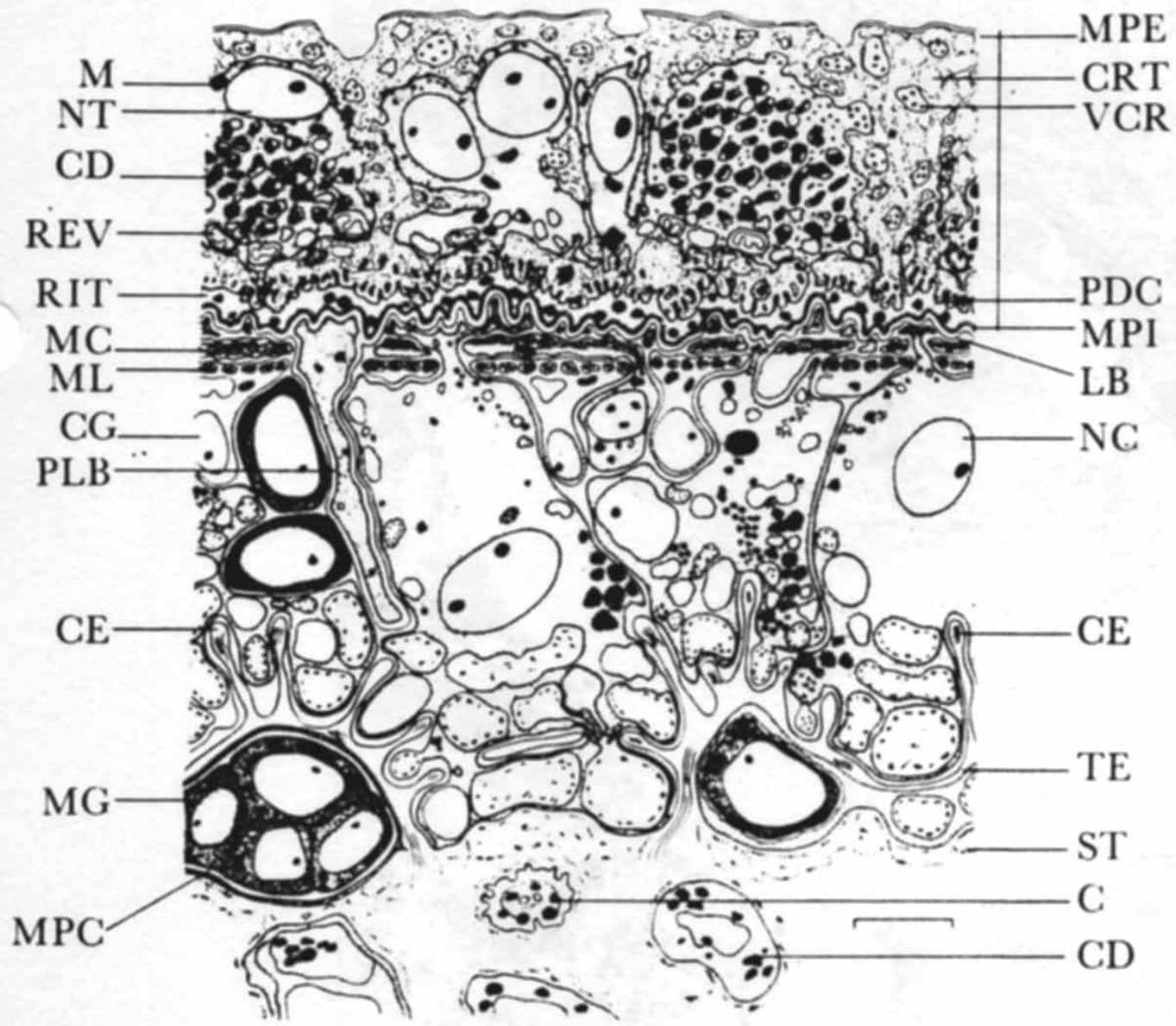


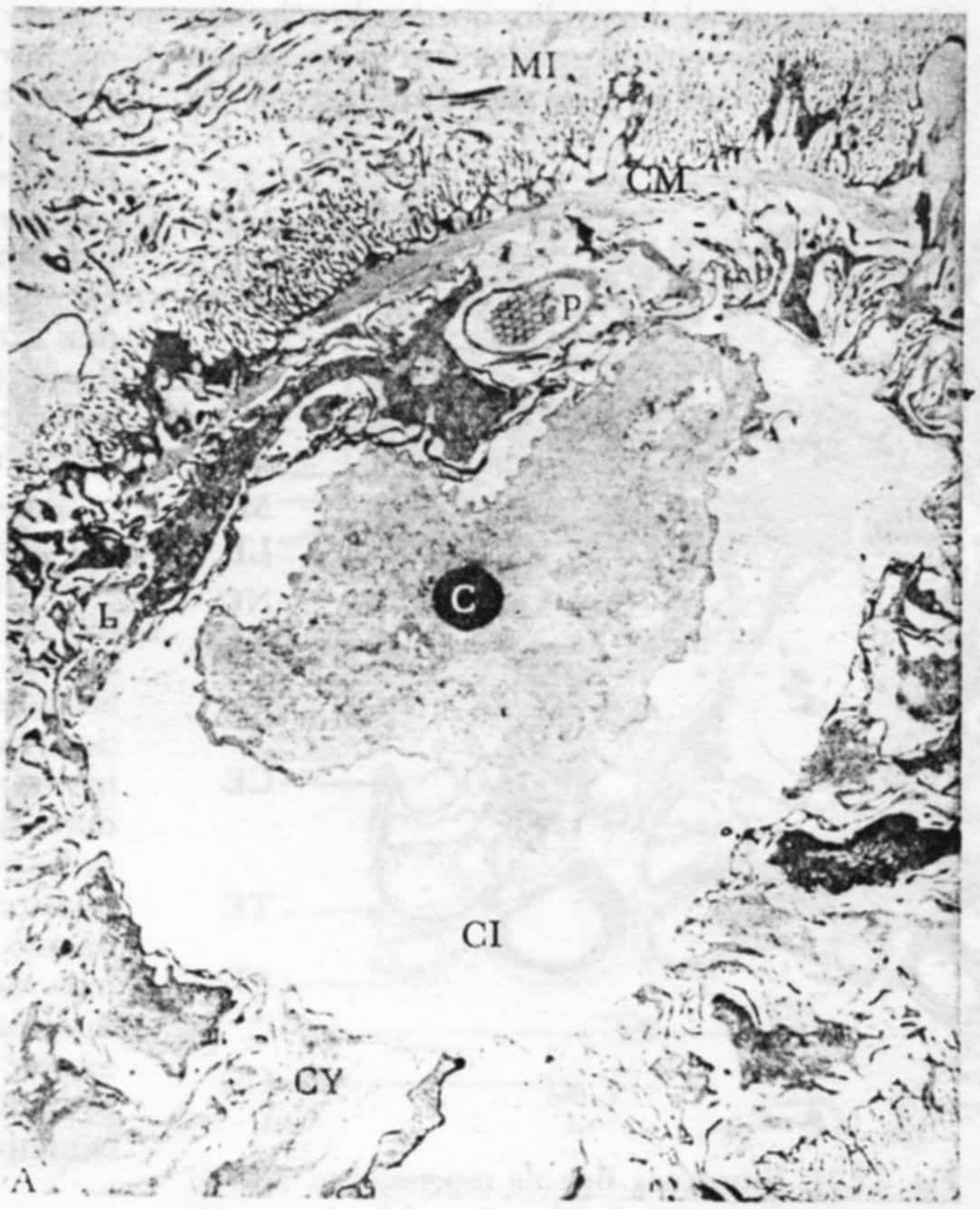
Fig. 12.24. Estructura fina de esporoquiste. Dibujo compuesto de la pared del cuerpo del esporoquiste hijo de *Bucephalus haimeanus*. Se cree que, o bien se trata de un ejemplar joven y el estrato externo nucleado (indicado con una línea vertical a la derecha) se desprende durante el proceso de maduración, o bien James y col. han interpretado erróneamente la porción del estrato abarcado por la línea vertical, considerándola como parte de la pared del esporoquiste, cuando realmente es tejido del hospedador. LB, lámina basal; MC, músculo circular; CD, citoplasma denso; MPE, membrana plasmática externa del tegumento; TE, tubo excretor; CE, célula en llama; PDC, proyecciones en forma de dedo del citoplasma denso; MG, masa germinal; MPI, membrana plasmática interna del tegumento; RIT, región interna del tegumento; ML, membrana longitudinal; M, mitocondria; NC, núcleo de un citón del tegumento; PLB, proyección de la lámina basal en el subtegumento; MPC, membrana plasmática de una célula gigante que tapiza la cámara de incubación; CRT, citoplasma reticulado del tegumento; ST, secreción del tapiz de la cámara de incubación; C, cola de la cercaria en desarrollo; NT, núcleo del tegumento; REV, retículo endoplásmico vesicular; VCR, vesícula del citoplasma reticulado (posiblemente con mucupolisacáridos ácidos); CG, célula germinal. (Copiado de James y col., 1966.)

Nutrición y metabolismo. Se sabe muy poco acerca del proceso de nutrición de los esporoquistes. Dado que carecen de boca, deben obtener sus nutrientes a través de la pared del cuerpo. Hay algunas pruebas de que obtienen aminoácidos, azúcares (especialmente glucosa) y algunos ácidos grasos de la hemolinfa y de los tejidos del molusco hospedador (Cheng, 1963). No hay duda de que los hidratos de carbono son utilizados como fuente de energía y de que los compuestos nitrogenados intervienen en el crecimiento y en la reproducción, aunque estos últimos también pueden ser empleados en la producción de energía; sin embargo, y dada la escasez de oxígeno en sus hábitats, parece improbable que lleven a cabo un metabolismo oxidativo de estos compuestos.

La redia

En algunas especies que incluyen el estado de redia en sus ciclos vitales, esta larva se forma directamente a partir del miracidio o bien se encuentra en el interior de la cámara de incubación de los esporoquistes. En su momento, la redia pasa al tejido del hospedador, normalmente a la glándula digestiva. En los equinostomas, cuyas redias se localizan en moluscos bivalvos, estos estados larvarios se encuentran situados entre las lamelas externa e interna de las branquias del hospedador.

La redia es un organismo alargado que posee dos o cuatro proyecciones (protuberancias o apéndices ambulacrales), dos en posición anterior y dos situadas posteriormente (Fig. 12.26). A diferencia del esporoquiste, la redia tiene una boca localizada en el extremo anterior. La boca se comunica con una faringe musculosa que, a su vez, lo hace con un saco ciego. La redia es capaz de moverse mediante sus yemas ambulacrales y mediante contracciones de su cuerpo; se alimenta de células del hospedador.



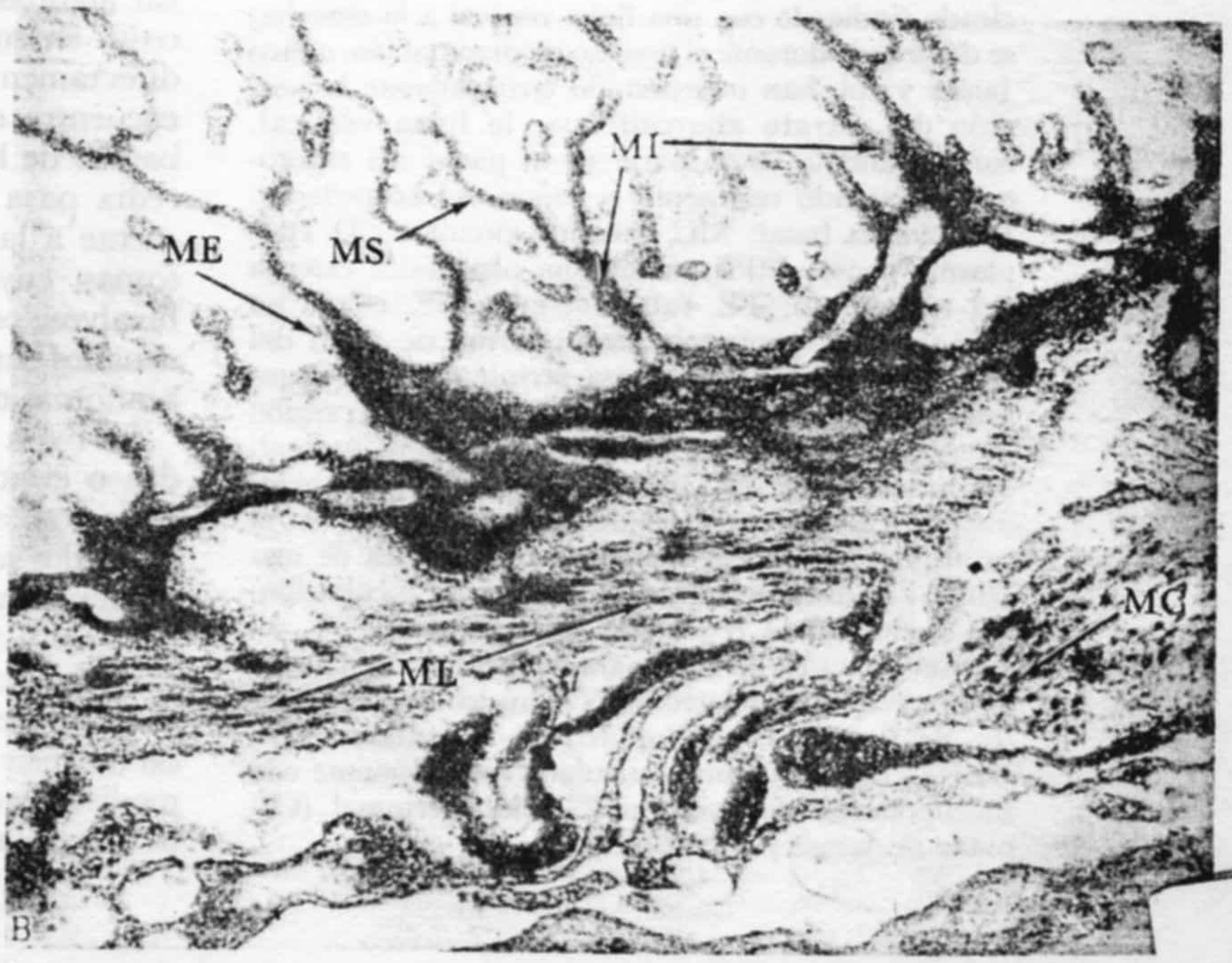


Fig. 12.25. Esporoquiste hijo de *Schistosoma mansoni*. **A.** Micrografía electrónica de un corte transversal de un esporoquiste hijo enclavado en el espacio interacinar de la glándula digestiva de *Biomphalaria glabrata*. Nótense las microvellosidades ramificadas que surgen de la pared del esporoquiste. B. Micrografía electrónica aumentada del tegumento del esporoquiste que muestra las microvellosidades ramificadas que surgen de su superficie. CI, cámara de incubación; C, corte de la cercaria; MC, músculos circulares; ME, material extracelular adherido a la superficie de las microvellosidades; ML, músculos longitudinales; CM, capa muscular; MS, membrana superficial; MI, microvellosidades; P, protonefridio (célula en llama). (Cortesía del Dr. E. Rifkin.)

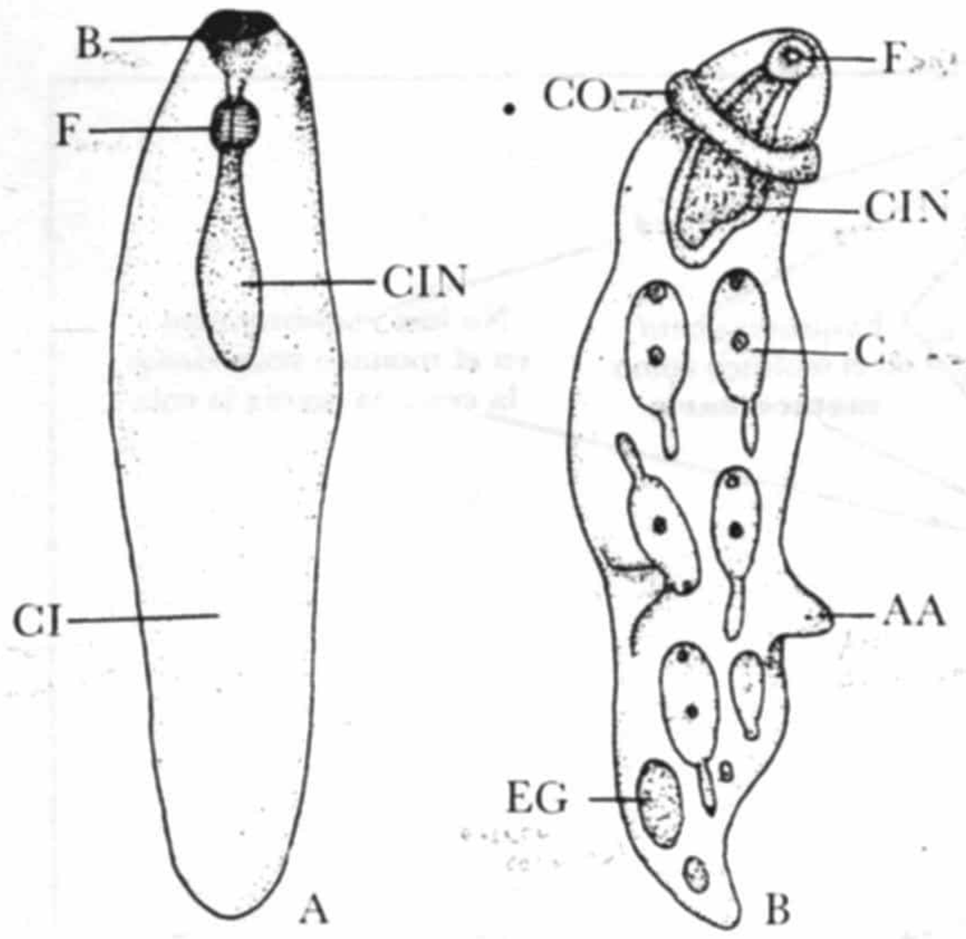


Fig. 12.26. Morfología de la redia. A. Redia madre de *Crepidostomum cornutum.* **B.** Redia de la duela del hígado, *Fasciola* sp. AA, apéndice ambulacral; CI, cámara de incubación; C, cercaria; CO, collar; EG, esfera germinal; CIN, ciego intestinal; B, boca; F, faringe. (Copiado de Ross y McKay, 1929.)

Las redias de ciertos trematodos poseen un par de ganglios cefálicos situados a ambos lados de la faringe, de los que parten fibras nerviosas en todas las direcciones.

El sistema protonefridial osmorregulador (excretor) existe en la mayoría de las redias. La Fig. 12.27 muestra el sistema excretor de la redia de *Cotylophoron cotylophoron,* un anfistoma parásito del rumen del ganado vacuno. En esta especie, los túbulos colectores de cada lado vacían en vesículas excretoras separadas que a su vez desaguan en el exterior a través de dos poros excretores laterales. El modelo de células en llama encontrado en estas larvas es el mismo que el del adulto, pero en las redias el número de células en llama es menor.

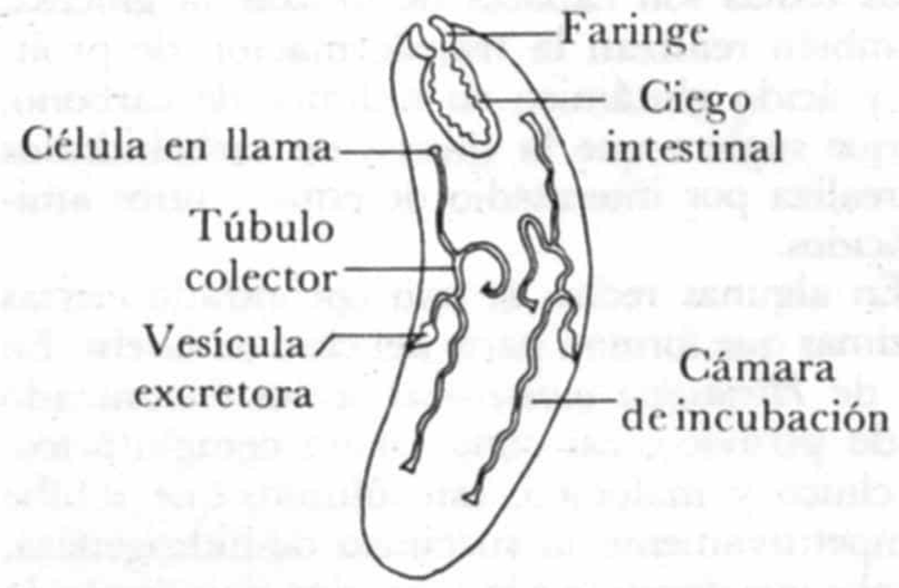


Fig. 12.27. Redia del anfistoma *Cotylophoron cotylophoron* **que muestra el sistema osmorregulador (excretor).** (Copiado de Bennett, 1936.)

La histología de la pared del cuerpo de la redia es idéntica a la del esporoquiste. Existe, con bastante frecuencia, un poro genital lateral, situado cerca de la boca. Dentro de la cámara de incubación se encuentran las esferas germinales que, al diferenciarse, darán lugar a otra generación de redias o a la siguiente generación larvaria, las cercdrias.

Nutrición y metabolismo. A diferencia de los esporoquistes, las redias pueden alimentarse activamente de los tejidos del molusco hospedador. Por ello, el daño causado por las redias a sus hospedadores es mayor que el originado por los esporoquistes. Como la mayoría de las redias de las distintas especies viven en los espacios interacinares de la glándula digestiva del hospedador y se alimentan de hemolinfa y de tejidos, especialmente de las células glandulares digestivas, que son muy ricas en glucógeno, estos trematodos disponen de los hidratos de carbono y las proteínas que necesitan.

Además de la ingestión activa de células del hospedador, Cheng y Yee (1968) han demostrado que en la pared de la redia de *Philophthalmus gralli,* un parásito del caracol *Tarebia granifera,*

Tabla 12.3. *Utilización de distintos sustratos por parte de las redias, cercarias y adultos de* Himasthia quissetensis[a]

SUSTRATO	CAMBIO DE PORCENTAJE DE CONSUMO DE O_2 REDIA	CERCARIA	ADULTO
Piruvato	0	—	—
Ceto-glutarato	0	—	—
Succinato	+40	0	+27
Malonato	−24	0	−64
Serina	−12	—	—
Prolina	+46	0	+16
Acido glutámico	+20	—	+22
Manosa	0	—	+00
Glucosa	0[b]	0	+49
Fucosa	0	—	—
Ribosa	−11	—	0

[a] Datos de Vernberg y Hunter, 1963.
[b] Pruebas recientes de laboratorio indican que *H. quissetensis,* en el estadio de redia, puede metabolizar glucosa *in vitro.*

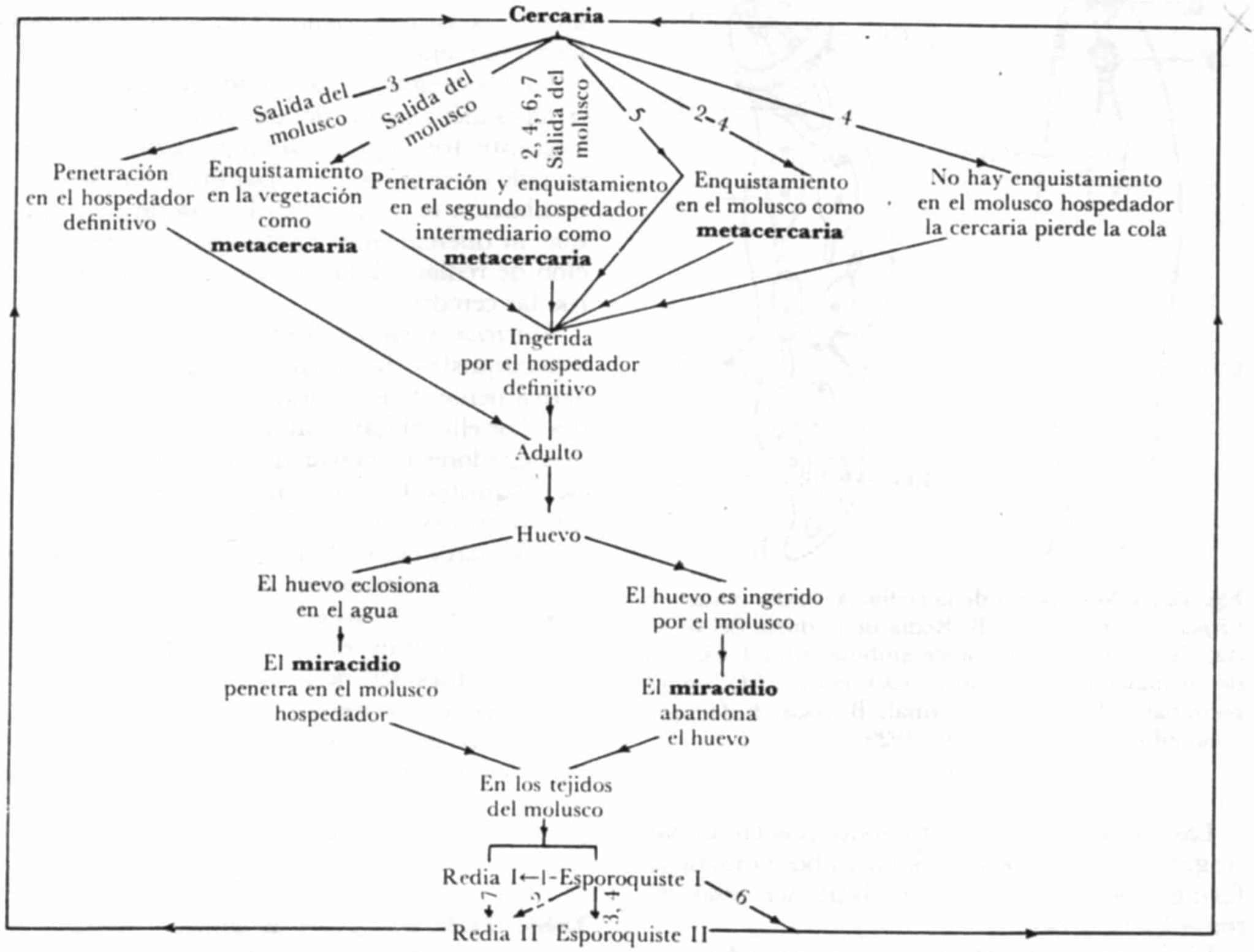


Fig. 12.28. Diferentes modelos de ciclo vital de los digeneidos. Variaciones del ciclo vital en algunos trematodos digenéticos. 1, Fascioloidea; 2, algunos Opisthorchioidea; 3, Schistosomatoidea; 4, algunos Plagiorchioidea; 5, Azgiidae; 6, Bucephaloidea; 7, Gorgoderidae.

existe la enzima hidrolítica aminopeptidasa; es probable que esta enzima sea segregada al exterior y que contribuya a la lisis de las células del hospedador que rodean a la redia, posibilitando con ello la ingestión de los fragmentos celulares. Así pues, parece que, en esta especie al menos, las redias son capaces de llevar a cabo una digestión extracorpórea parcial.

Aunque es escaso el oxígeno de que disponen las redias en los hábitats que ocupan, los estudios *in vitro* llevados a cabo demuestran que las redias son capaces de utilizar oxígeno. Por ejemplo, las redias de *Himasthla quissetensis* regulan su tasa respiratoria cuando sólo existe un 0,5 por 100 de oxígeno (Vernberg, 1963).

Como en el caso de los esporoquistes, el metabolismo de los hidratos de carbono constituye la principal fuente de energía, aunque se conocen excepciones a esta regla general; por ejemplo, en el caso de las redias de *Himasthla quissetensis*, Vernberg (1963) ha comunicado que la adición de glucosa, fucosa, manosa y ribosa no incrementa la velocidad de respiración (Tabla 12.3), lo que indica que estos azúcares no son utilizados. Es de destacar que ahora se sabe que estas redias son capaces de utilizar la glucosa. También realizan la transformación de prolina y ácido glutámico en hidratos de carbono, lo que sugiere que la síntesis de carbohidratos se realiza por intermedio de estos u otros aminoácidos.

En algunas redias se han encontrado ciertas enzimas que forman parte del ciclo de Krebs. En las de *Himasthla quissetensis* se ha encontrado ácido pirúvico, así como ácido cetoglutárico, succínico y malónico; este último, que inhibe competitivamente la succínico deshidrogenasa, se sabe que disminuye la captación de oxígeno, lo que sugiere la existencia de, al menos, una parte del ciclo de Krebs.

No se ha estudiado el metabolismo de lípidos y proteínas de las redias.

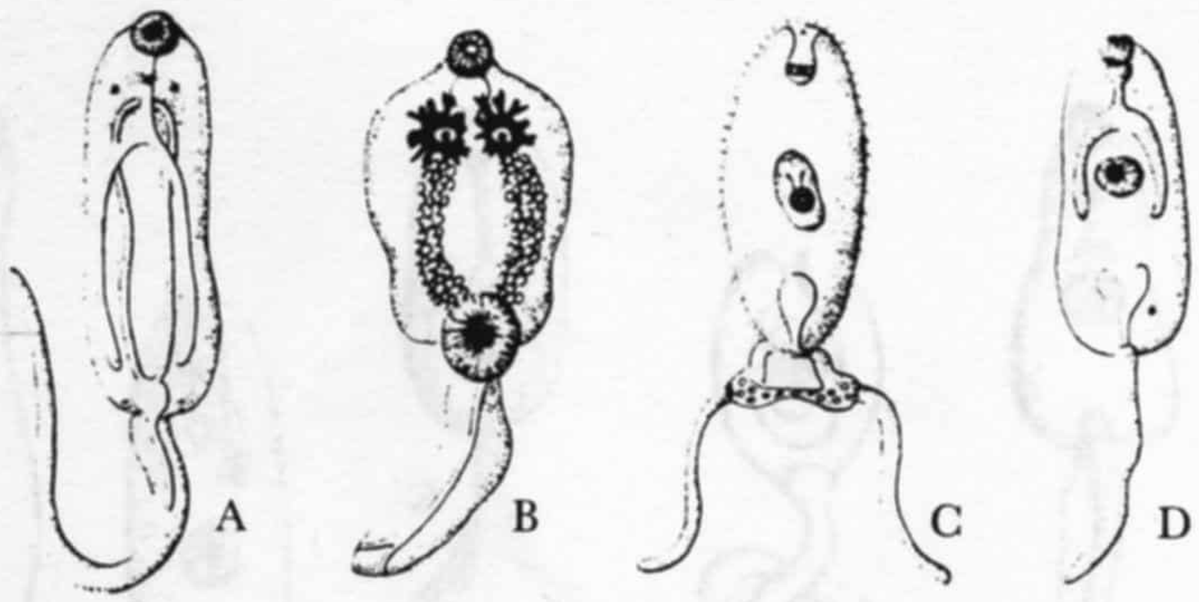


Fig. 12.29. Algunos tipos morfológicos de cercarias. **A.** Cercaria monostoma (*Notocotylus seineti*). **B.** Cercaria anfistoma (*Cercaria frondosa*). **C.** Cercaria gasterostoma (*Bucephalopsis gracilensis*). **D.** Cercaria distoma. (**A** y **B**, copiados de Faust, 1930; **C**, copiado de Lebour, 1911.)

La cercaria

Las cercarias se diferencian a partir de las esferas germinales situadas en las cámaras de incubación de los esporoquistes o de las redias, según la especie de que se trate (Fig. 12.28). Después de abandonar la cámara de incubación de la generación precedente, las cercarias salen del molusco hospedador y obran de una de estas maneras: (1) se transforman en organismos libres que nadan en el agua en busca del siguiente hospedador, (2) se enquistan en la vegetación, (3) se enquistan en la huella dejada en el fango por caracoles terrestres, (4) se enquistan en la cavidad del manto del molusco, o (5) se convierten en una metacercaria no enquistada y carente de cola dentro del molusco hospedador. Así, excepto en el primer caso, estas larvas deben esperar a ser ingeridas por el hospedador definitivo o por otro hospedador intermediario para proseguir su desarrollo.

• *Tipos de cercaria.* Antes de pasar a describir la anatomía interna de las cercarias parece apropiado considerar los distintos tipos de cercarias existentes, atendiendo a su morfología externa. Lühe (1909) y Lebour (1912) fueron los primeros en clasificar a las cercarias por sus rasgos externos y muchas de sus ideas relativas a las denominaciones se utilizan todavía en la descripción de estas larvas de los trematodos. La separación de las cercarias en los tipos que a continuación describiremos no quiere decir que las especies incluidas en un mismo grupo estén estrechamente relacionadas. Estas categorías son puramente descriptivas, aunque, en muchos casos, trematodos afines posean cercarias similares.

1. **Monostoma.** Posee una sola ventosa, la ventosa oral, que está situada en posición anterior. Tiene dos manchas oculares y una larga cola simple, y suele tener puntiagudas proyecciones locomotoras dirigidas posteriormente desde el extremo posterior del cuerpo. Este tipo de cercaria se origina de la redia y da lugar a un adulto monostómido (Fig. 12.29).
2. **Anfistoma.** Posee una ventosa posterior y manchas oculares. Se desarrolla a partir de la redia y origina un adulto anfistómido (Superfamilia Paramphistomoidea) (Fig. 12.29).
3. **Gasterostoma.** Posee una boca localizada en la superficie ventral del cuerpo y se transforma en un adulto gasterostómido perteneciente a la familia Bucephalidae (Fig. 12.29).
4. **Distoma.** Posee dos ventosas: la ventosa oral, localizada anteriormente, y el acetábulo, situado posteriormente. Es, con mucho, el tipo de cercaria más frecuente (Fig. 12.29).

Los cuatro tipos de cercarias descritos se hallan clasificados de acuerdo con la posición y número de ventosas que poseen. Los tipos que vamos a describir lo van a ser en función de la forma y del tamaño relativo de sus colas.

1. La cercaria **pleurolofocerca** se caracteriza por la posesión de un pliegue dorso-ventral a modo de aleta que se extiende a todo lo largo de la cola (Fig. 12.30). Esta cercaria tiene manchas oculares y un diminuto acetábulo difícil de ver. Este tipo de cercaria se produce a partir de la redia, se enquista en animales poiquilotermos y cuando es ingerida por el hospedador definitivo se transforma en adulto de la superfamilia Opisthorchioidea.
2. La cercaria **cisticerca** se caracteriza por la existencia de una cavidad o "quiste" en la base de la cola en la que puede introducirse todo el cuerpo (Fig. 12.30). Es parásita de anfibios en el estado adulto y pertenece a la familia Gorgoderidae.
3. La cercaria **furcocerca** se caracteriza por su cola bifurcada (Fig. 12.30). Algunas especies pueden poseer manchas oculares. Las que tienen faringe pertenecen a los holostomas y estrigeidos, mientras que los que carecen de ella son esquistosomas o especies afines.
4. La cercaria **microcerca** se caracteriza por su pequeña cola que puede ser ancha o cónica

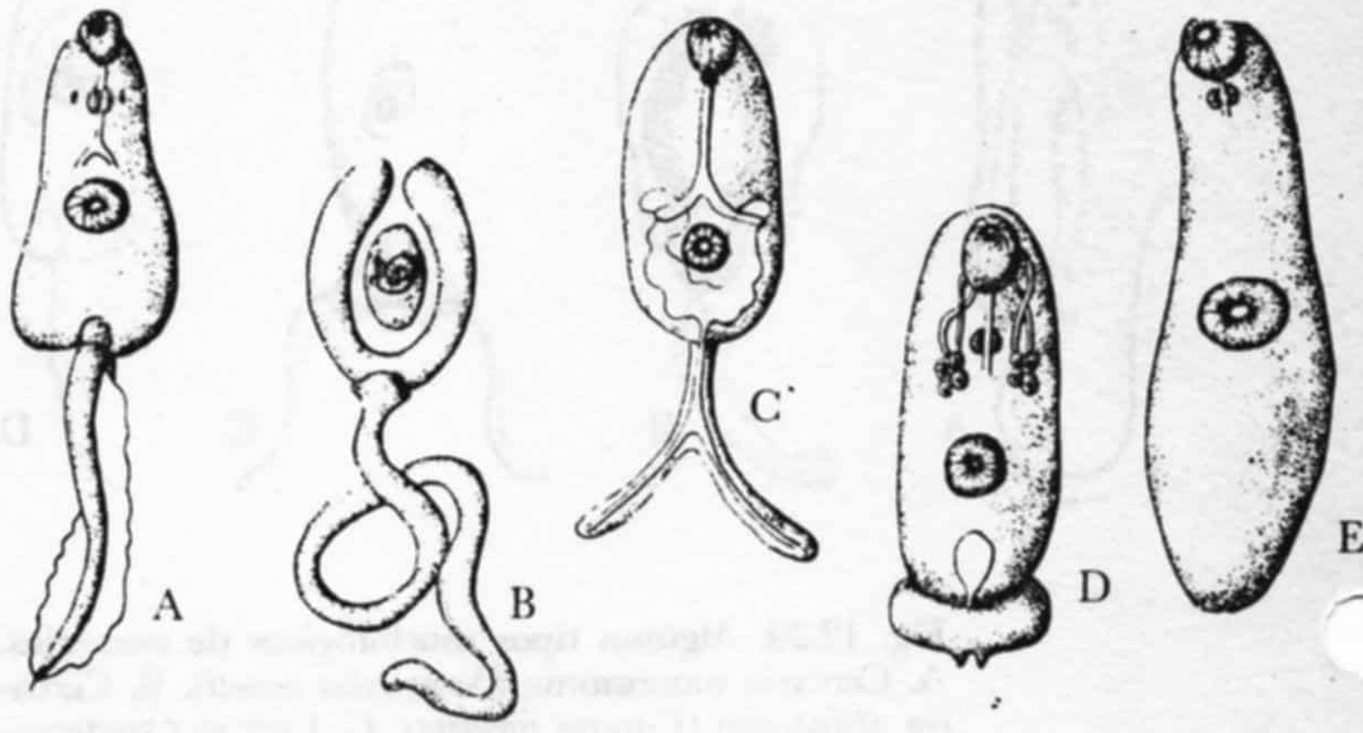


Fig. 12.30. Algunos tipos morfológicos adicionales de cercarias. A. Cercaria pleurolofocerca (*Glypthelmins quieta*). **B.** Cercaria cisticerca (*Gorgoderina* sp.), **C.** Cercaria furcocerca (*Cercaria dichotoma*). **D.** Cercaria microcerca (*Cercaria brachyura*). **E.** Cercaria gimnofalla. (**C** y **D**, copiados de Lebour, 1911.)

(Fig. 12.30). No es nadadora y no se la puede asignar a ninguna familia concreta.

5. La cercaria **gimnofalla** se caracteriza por la ausencia de cola (Fig. 12.30).
6. La cercaria **ropalocerca** se caracteriza por su amplia cola, que es tan ancha, o más, que el propio cuerpo (Fig. 12.31).
7. La cercaria **leptocerca** se caracteriza por su cola recta, que es más delgada que el cuerpo.
8. La cercaria **tricocerca** se caracteriza por su cola provista de espinas o sedas (Fig. 12.31). Todas son formas marinas.
9. La **cercariae** se asemeja a la gimnofalla en que carece de cola, pero se diferencia de ella en que ésta no abandona el molusco hospedador (Fig. 12.31). En las pocas especies marinas que abandonan su hospedador, las cercarias se desplazan arrastrándose mediante movimientos vermiformes.
10. La cercaria **rat-king** (rattenkönig) es marina y se caracteriza por su disposición colonial (Fig. 12.31). Las colas de los distintos individuos se unen y los cuerpos se colocan radialmente.
11. La cercaria **cotilocerca** es similar a la microcerca, salvo en que su corta cola tiene forma de copa (Fig. 12.31), generalmente con grandes células glandulares tapizando la región cóncava.

Las cercarias también pueden clasificarse morfológicamente por las estructuras especializadas de su cuerpo. Algunos de estos tipos son los siguientes:

1. **Equinostoma.** Esta cercaria se caracteriza por la presencia de un collar de espinas alrededor

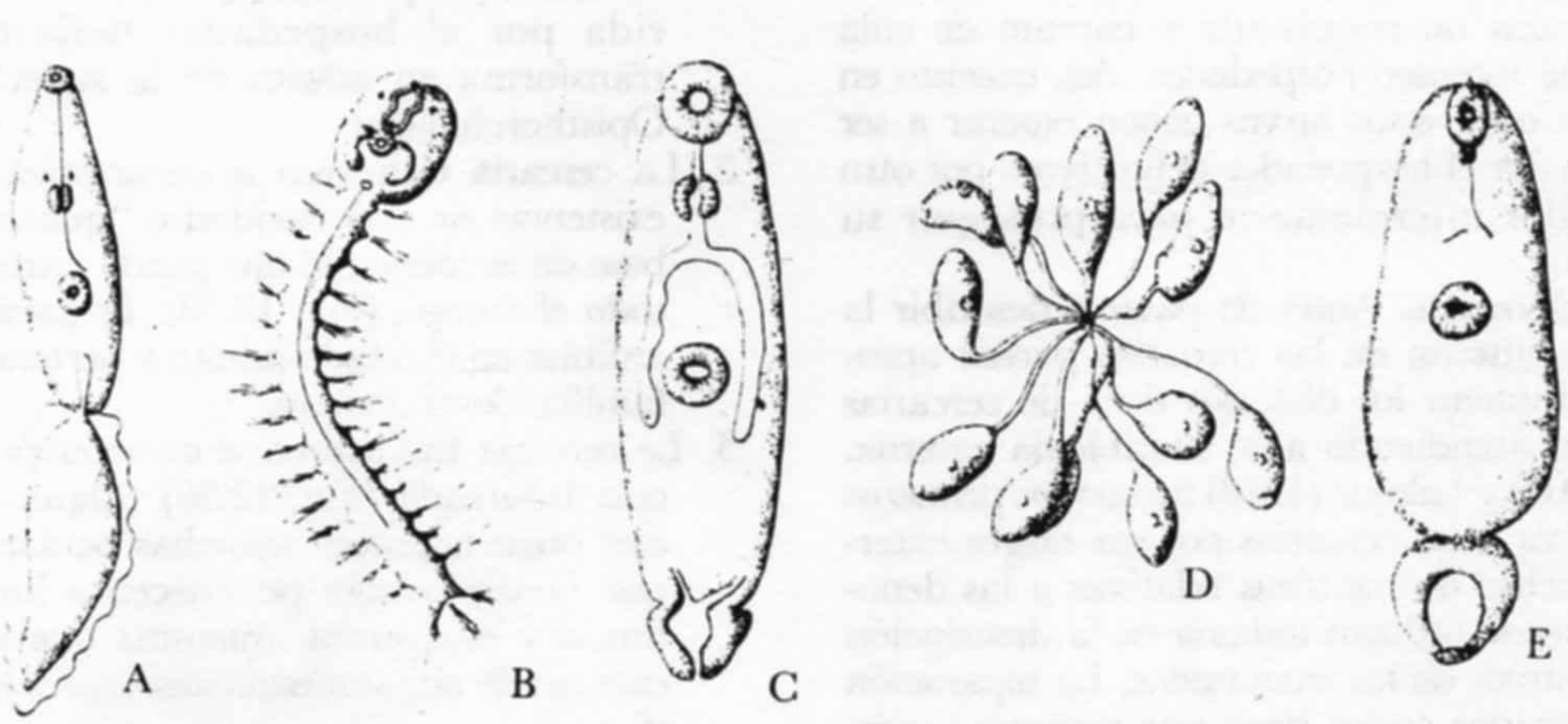


Fig. 12.31. Algunos tipos morfológicos adicionales de cercarias. A. Cercaria ropalocerca (*Cercaria isopori*). **B.** Cercaria tricocerca (*Opechoma bacillaris*). **C.** Cercariae (*Cercaria politae nitidulae*). **D.** Cercarias rat-king. **E.** Cercaria cotilocerca. (**A**, copiado de Lühe, 1909; **B**, copiado de Lebour, 1916; **C**, copiado de Harper, 1929.)

de la ventosa anterior (Fig. 12.32). Estas larvas se desarrollan a partir de redias y se transforman en un adulto perteneciente a la familia Echinostomatoidea.

2. **Gimnocéfala.** Esta cercaria es una distoma típica que se diferencia de la cercaria equinostoma en que carece de collar espinoso (Fig. 12.32).
3. **Xifidiocercaria.** Esta cercaria posee un estilete localizado anteriormente (Fig. 12.32). Tiene glándulas de penetración excepcionalmente bien desarrolladas y se desarrolla del esporoquiste. Ciertas xifidiocercarias tienen un saco relleno de líquido, bipartido y transparente, que solapa con la ventosa oral. Este saco recibe el nombre de órgano virgulado, por lo que estas cercarias también reciben el nombre de cercarias virguladas. La mayoría, si no todas, pertenecen a la familia Lecithodendriidae. El material segregado por el órgano virgulado ayuda a la cercaria a fijarse al hospedador durante el proceso de penetración; asimismo, tiene una misión protectora (Kruidenier, 1951).
4. **Oftalmocercaria.** En este grupo se incluyen todas las cercarias que poseen manchas oculares.

Dado que todos estos tipos de cercarias se distinguen unas de otras por una característica principal, pueden emplearse combinaciones de éstas para describir una determinada cercaria que posea más de una de estas características. Por ejemplo, la cercaria de *Crepidostomum cornutum* puede ser descrita como distoma, leptocerca y oftalmoxifidiocercaria (Fig. 12.34).

Superficie corporal. La superficie del cuerpo de las cercarias es, esencialmente, la misma que la del esporoquiste, redia, metacercaria y adulto; es decir, está cubierta por un tegumento (Fig. 12.3). Belton y Harris (1967) han estudiado la estructura fina del tegumento de la cercaria de *Acanthatrium oregonense,* un parásito del murciélago. Estos investigadores han comunicado que existen variaciones en las diferentes regiones de la superficie del cuerpo. Por ejemplo, las vesículas citoplasmáticas conteniendo fibras son más abundantes en la zona de las ventosas y están ausentes de la capa sincitial externa del tegumento (Fig. 12.33) o de la zona de la cola. Por el contrario, existen pequeñas cavidades alargadas en la periferia de esta región. Además de diferencias estructurales, también se han observado diferencias químicas según la zona; por ejemplo, el tegumento del cuerpo posee mucopolisacáridos, pero el de la cola, no.

Anatomía interna. Dado que la anatomía interna de todas las cercarias, con independencia del tipo morfológico, es esencialmente la misma, la de *C. cornutum* (Fig. 12.34) es válida para la descripción de las estructuras internas.

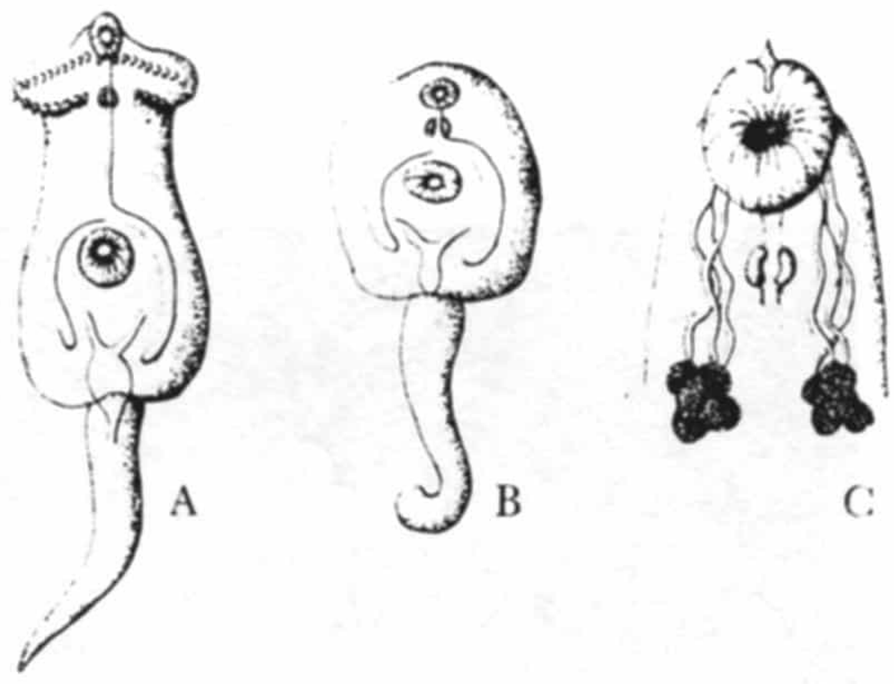


Fig. 12.32. Algunos tipos morfológicos adicionales de cercarias. A. Cercaria equinostoma (*Echinopharyphium recurvatum*). **B.** Cercaria gimnocéfala (*Fasciola hepatica*). **C.** Porción anterior de una xifidiocercaria mostrando el estilete. (**A** y **B,** copiados de Harper, 1929.)

APARATO DIGESTIVO. Excepto en las gasterostomas, la boca está situada en el extremo anterior del cuerpo, rodeada por la ventosa oral. El alimento ingerido por la boca pasa a una prefaringe, y de ahí a la faringe, al esófago y a los ciegos intestinales bifurcados.

GLANDULAS DE LA PENETRACION. Las glándulas cefálicas, o de la penetración, se colocan en dos grupos, uno a cada lado del esófago. Todas estas glándulas se comunican con el exterior mediante conductos individuales.

En algunas especies se dividen en un grupo anterior, grupo preacetabular, y en otro posterior, grupo postacetabular. La misión de estos dos grupos puede diferir. Así, en las cercarias de *Schistosoma mansoni* (Fig. 12.35), los tres pares de glándulas postacetabulares segregan una sustancia lítica que colabora en la penetración, y los dos pares de glándulas preacetabulares segregan una película mucoide que se cree que tiene una misión protectora (Stirewalt, 1963). Las glándulas pre y postacetabulares de *Schistosoma mansoni* son químicamente distintas, como han confirmado los experimentos citoquímicos (Stirewalt y Kruidenier, 1961) (Tabla 12.4). Los estudios acerca de las enzimas de la penetración han revelado la existencia de una sustancia termolábil similar a la hialuronidasa, de una mucopolisacaridasa y de una del tipo de la colagenasa (Stirewalt y Evans, 1952; Lee y Lewert, 1957; Lewert y Lee, 1956).

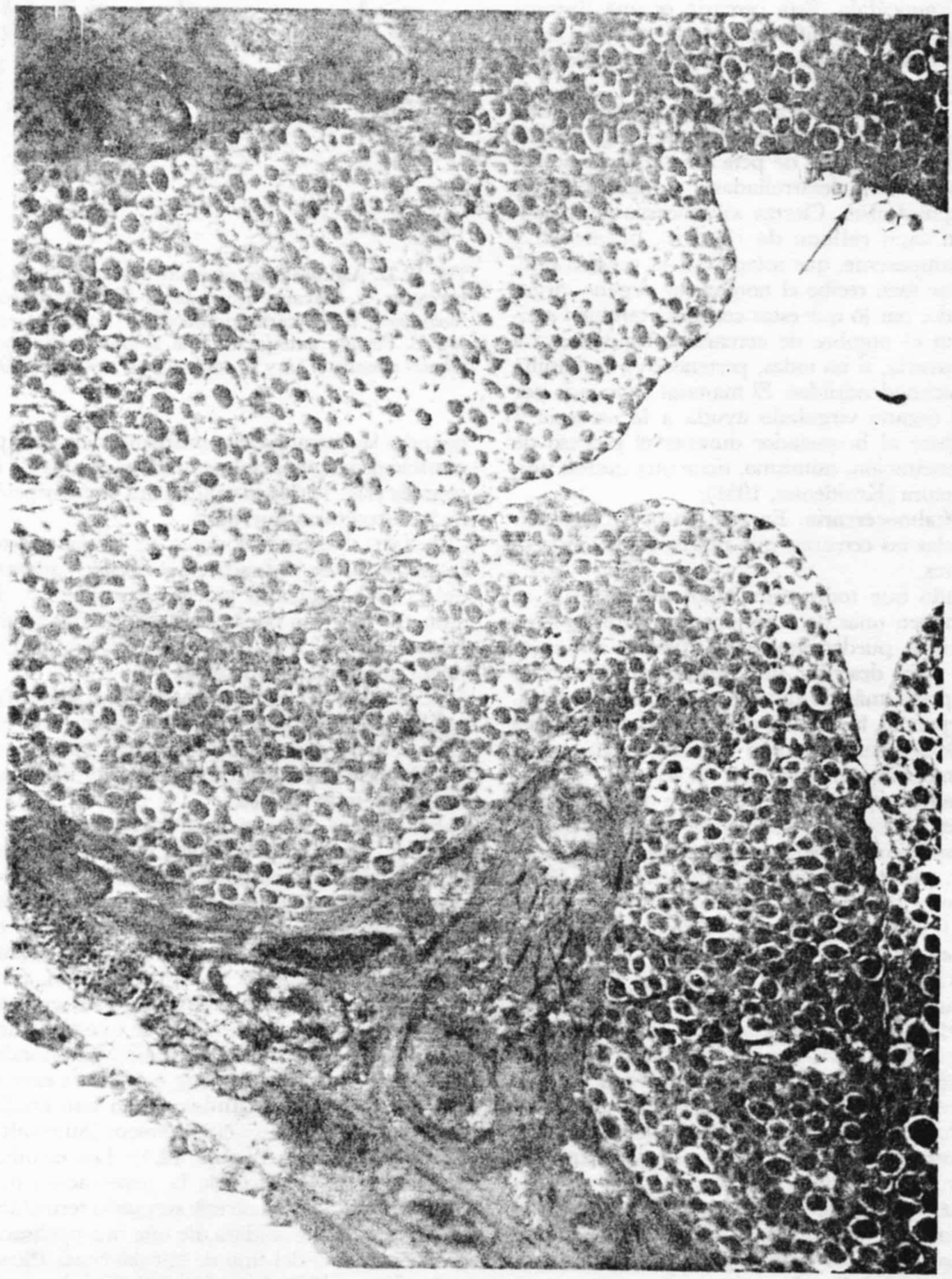


Fig. 12.33. Ventosa de trematodo. Micrografía electrónica de una porción de la ventosa oral bilobulada de la cercaria de *Acanthatrium oregonense* que muestra un denso conjunto de vesículas conteniendo fibrillas, algunas de las cuales se situan en la cavidad bucal (flecha) × 6600. (Según Belton y Harris, 1967.)

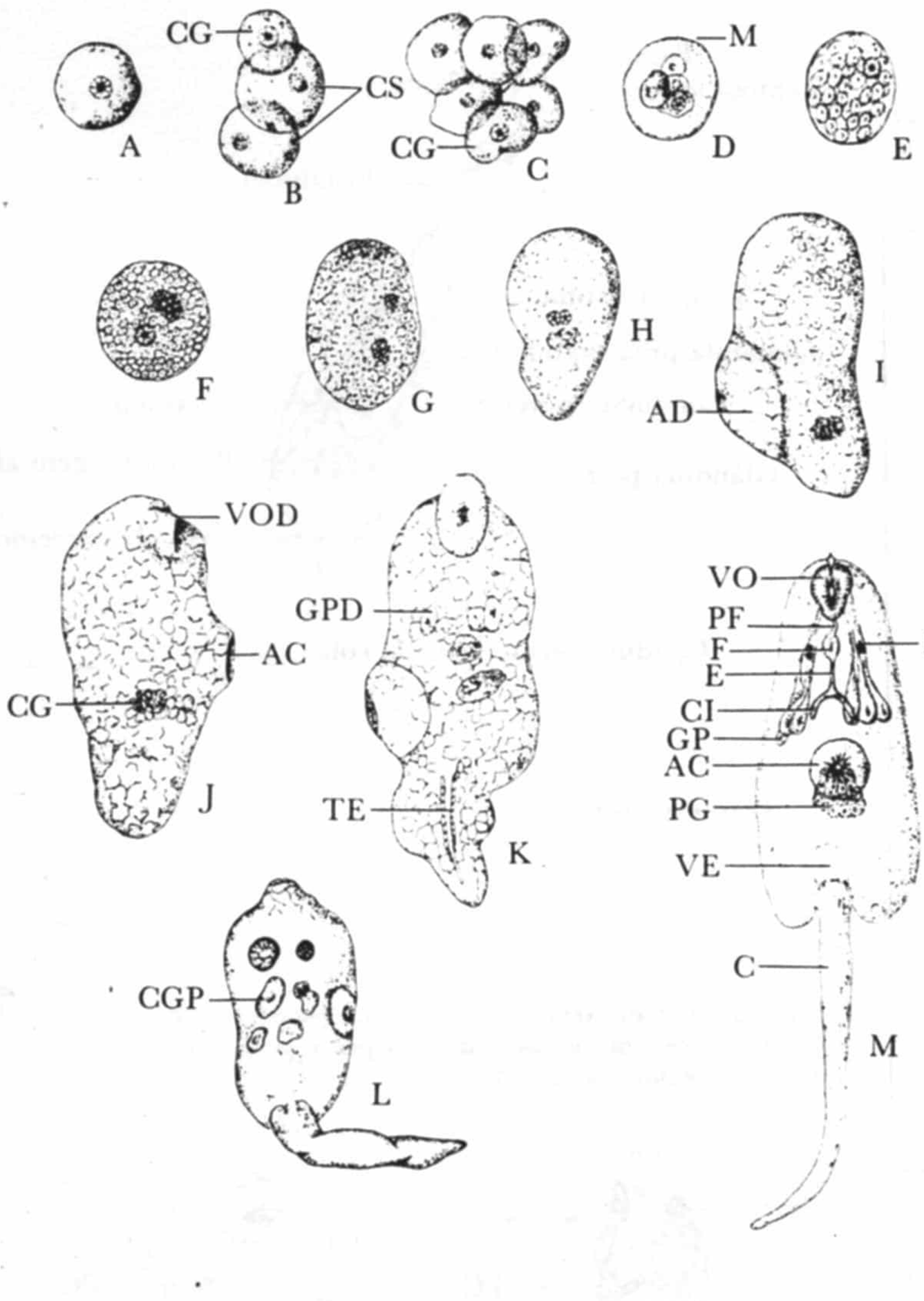


Fig. 12.34. Estados del desarrollo y cercaria totalmente desarrollada de *Crepidostomum cornutum*. **A.** Célula germinal sencilla (primer estado). **B** y **C.** Estados agregados de células desnudas (segundo estado). **D-F.** Estados de esferas germinales (tercer estado). **G** y **H.** Alargamiento de las esferas germinales (cuarto estado). **I** y **J.** Estado de cola inconspicua (quinto estado). **K** y **L.** Estado de alargamiento de la cola (sexto estado). **M.** Cercaria totalmente desarrollada. AC, acetábulo; AD, acetábulo en desarrollo; VOD, ventosa oral en desarrollo; GPD, glándula de penetración en desarrollo; E, esófago; MO, manchas oculares; TE, túbulo excretor; VE, vesícula excretora; PG, primordio genital; CG, célula germinal; CI, ciego intestinal; M, membrana; VO, ventosa oral; GP, glándula de la penetración; CGP, célula de la glándula de la penetración; F, faringe; PF, prefaringe; CS, células somáticas; C, cola. (Copiado de Cheng y James, 1960.)

En la cercaria de *Posthodiplostomum minimum*, en la que también existen glándulas pre y postacetabulares, Bogitsh (1963) ha comunicado que la función de ambos juegos de glándulas es la misma. En dichas glándulas se sintetizan dos tipos de secreciones: un complejo de carbohidrato y proteína, probablemente una glicoproteína, y un mucopolisacárido ácido. Bogitsh ha deducido que esto significa que las secreciones de todas las glándulas ejercen la función de medio adhesivo y, probablemente, también sirven de instrumento de penetración.

PRIMORDIO GENITAL. Cerca del acetábulo, y embebido en el parénquima, se encuentra el primordio genital, que está compuesto por células reproductoras que llegan a transformarse en gónadas (Fig. 12.34).

SISTEMA EXCRETOR. Las cercarias tienen un sistema excretor de tipo protonefridial. Sin embargo, y a diferencia de los anteriores estados larvarios; es decir, el miracidio, el esporoquiste y la redia, los conductos colectores laterales desaguan en una vesícula excretora común situada posteriormente, de la cual surge un tubo que se extiende posteriormente hasta la cola. Se conocen varios números y posiciones de los poros excretores. Por ejemplo, la cercaria de *Cotylophoron cotylophoron* tiene dos poros, situados uno a cada lado de la cola (Fig. 12.36). En la cercaria furcocerca de *Sanguinicola* hay dos poros, uno en cada punta de la cola bifurcada (Fig. 12.36). Los poros excretores de las cercarias llegan a ser no funcionales y se pierden, junto con la cola, en la transformación de cercaria a metacercaria.

LaRue (1957) ha presentado una clasificación de los digeneidos que está basada en el desarrollo

Tabla 12.4. *Diferencias en las reacciones de tinción y en las funciones entre las glándulas pre y postacetabulares de las cercarias de* Schistosoma mansoni[a]

COLORANTES Y FUNCIONES[b]	GLANDULAS PREACETABULARES	GLANDULAS POSTACETABULARES
Descripción general	Macrogranular	Microgranular
Reacción general (a)	Acidófila	Basiófila
Alizarina (v)	Rosa	No se tiñe
Purpurina (a) (v)	Rojo	No se tiñe
Azul de anilina (a)	No se tiñe	Azul
Azul de toluidina (a)	No se tiñe	Azul
Naranja G (v) (a)	No se tiñe	Naranja pálido
Triple de Mallory (a)	Rojo claro	Azul oscuro
Schiff-ácido periódico	No se tiñe	Púrpura
Probables funciones	Secreción de hialuronidasa y de mucopolisacaridasa	Secreción de mucus

[a] Datos de Stirewalt y Kruidenier, 1961.
[b] a, después de la fijación; v, colorante vital.

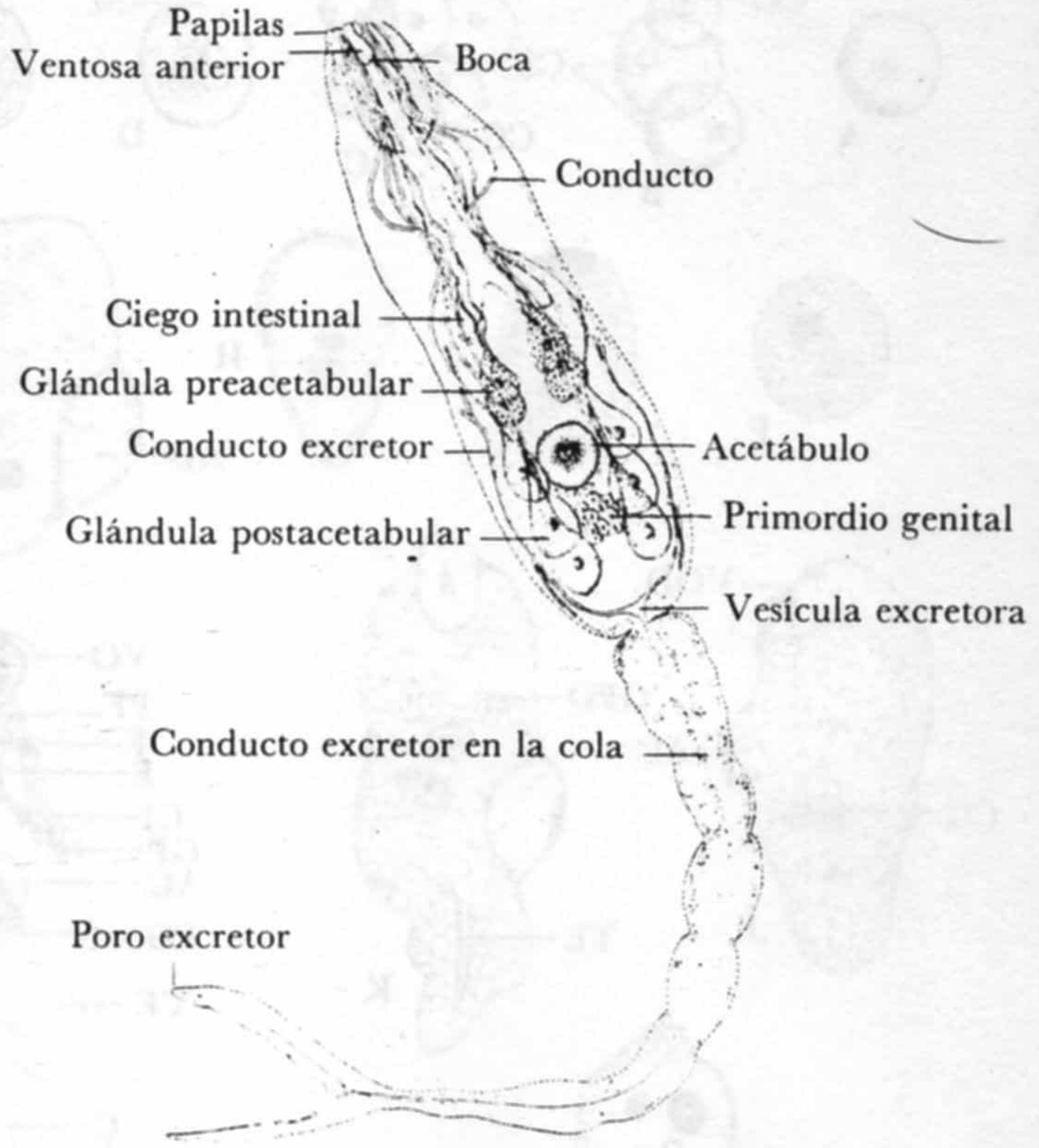


Fig. 12.35. Cercaria de *Schistosoma mansoni* que ilustra la posición de las glándulas pre y postacetabulares. (Según Cheng y Bier, 1972.)

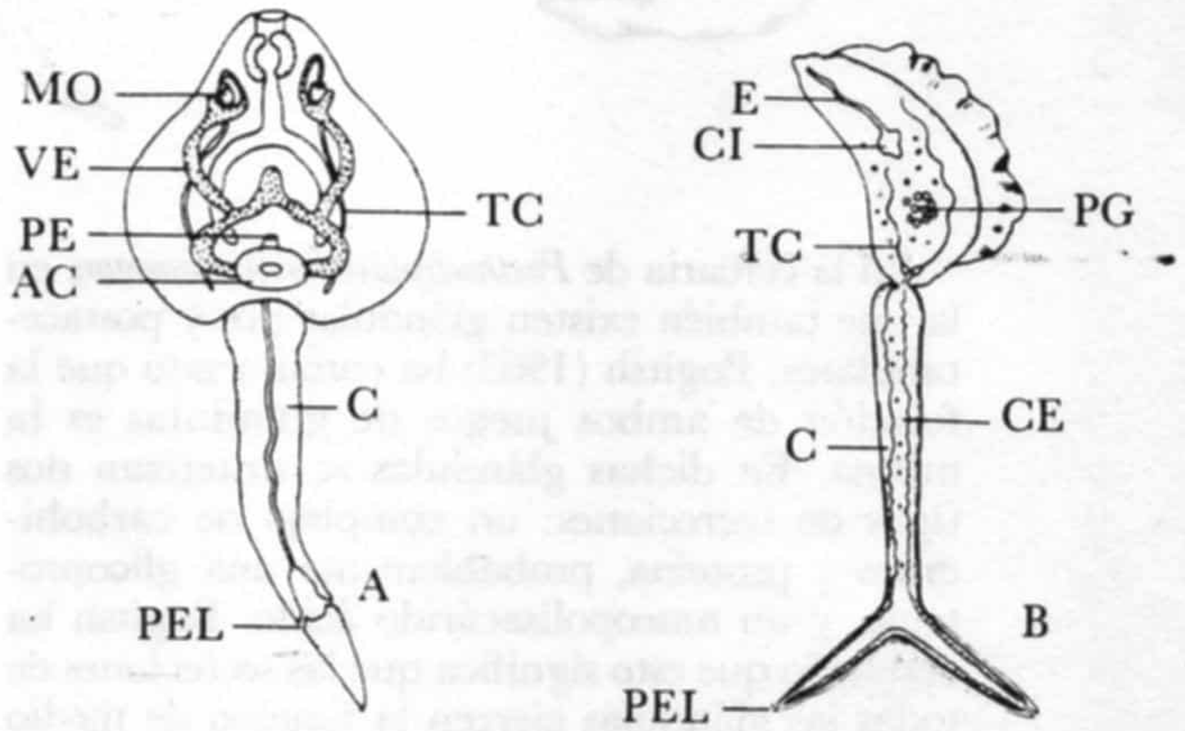


Fig. 12.36. Sistema osmorregulador (excretor) de algunas cercarias. A. Cercaria de *Cotylophoron* en la que aparece el canal excretor que conduce a la cola. (Copiado de Bennett, 1936.) **B.** Cercaria de *Sanguinicola* que muestra los canales excretores que se extienden hasta las puntas de la cola bifurcada. (Copiado de Ejsmont, 1926.) AC, acetábulo; TC, túbulo colector; E, esófago; CE, canal excretor; PE, poro excretor; MO, mancha ocular; VE, vesícula excretora; PG, primordio genital; CI, ciego intestinal; PEL, poro excretor larvario; C, cola.

embrionario del sistema excretor. La falta de espacio no nos permite hacer una descripción detallada de las diferentes variaciones conocidas respecto al modelo de desarrollo. Sin embargo, en las cercarias con cola bifurcada, y en otras (por ejemplo, en anfistomas, braquilémidos y fellodistomas), la vesícula excretora se forma por la fusión de dos conductos colectores y no incluye células mesodérmicas (Fig. 12.37).

En otros trematodos, como en los plagiorquidos, opistorquidos y alocreadidos, el modelo de desarrollo es comparable al encontrado en la cercaria xifidiocotilocerca de *Cercaria dioctorenalis*; durante el desarrollo de la vesícula excretora de esta cercaria, los dos conductos se unen en el centro de una masa mesodérmica, y la vesícula que se forma está tapizada con una capa de mesotelio (Fig. 12.37). El modelo de células en llama encontrado en la cercaria coincide con el encontrado en el adulto. Así, si se conoce la fórmula de la cercaria, puede utilizarse para relacionar la larva con el adulto.

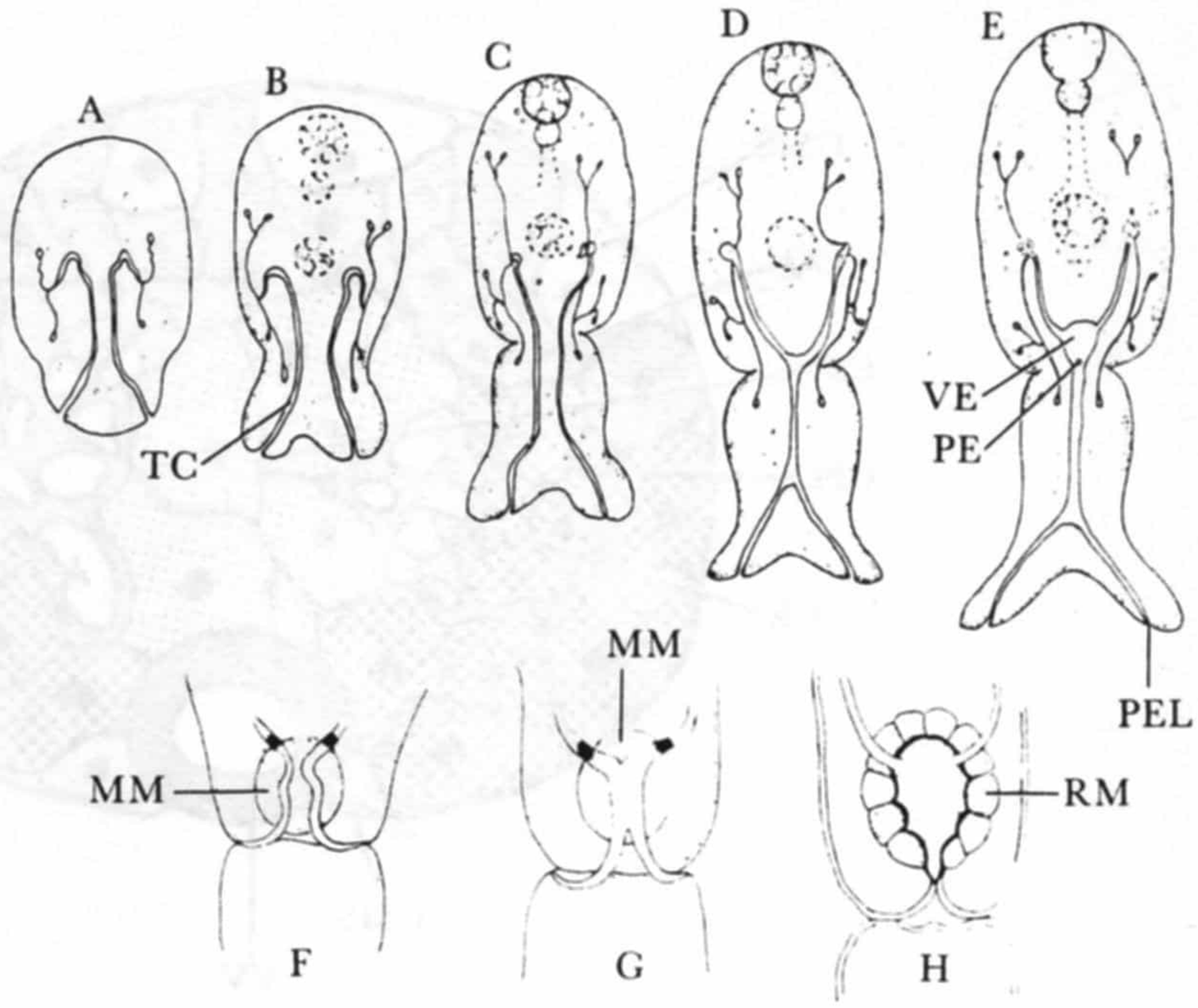


Fig. 12.37. Desarrollo del sistema osmoregulador (excretor) en cercarias. A-E. Desarrollo del sistema en una cercaria furcocerca de un estrigeido. (Copiado de Komiya, 1939.) **F-H.** Desarrollo de la vesícula excretora en *Cercaria dioctorenalis*, con el eventual revestimiento de la vesícula por células mesodérmicas. (Copiado de Dobrovolny, 1939.) TC, túbulo colector; PE, poro excretor; VE, vesícula excretora; PEL, poro excretor larvario; RM, revestimiento mesodérmico; MM, masa mesodérmica.

GLANDULAS CISTOGENAS. En la mayoría de las cercarias se pueden ver glándulas cistógenas en la zona subcuticular del cuerpo (Fig. 12.38). La secreción de estas glándulas es la responsable de la formación de la pared del quiste cuando la cercaria se va a enquistar. Estas glándulas pueden distinguirse de las glándulas de penetración por su posición y por su afinidad por ciertos colorantes. Por ejemplo, se tiñen de color azulado cuando son sometidas a la acción de tionina diluida o azul de toluidina.

En los últimos años se ha prestado una considerable atención a estas glándulas y, como resultado, se han descrito varios tipos de glándulas citógenas en diferentes especies. Veamos dos ejemplos:

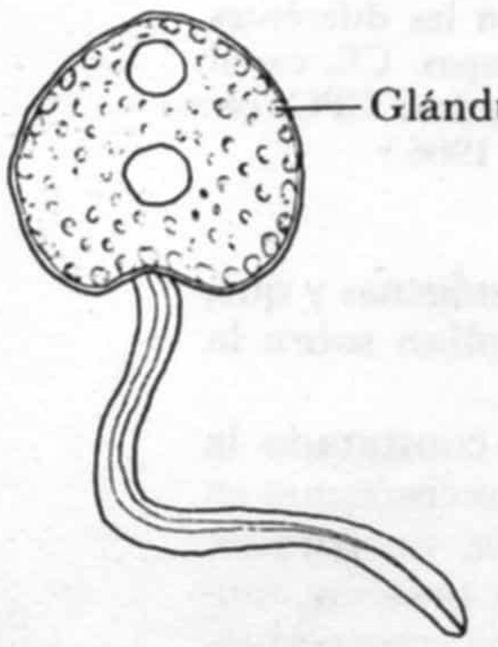


Fig. 12.38. Glándulas cistógenas. Cercaria de *Fasciola hepatica* comenzando a enquistarse, que muestra las glándulas cistóqenas de su cuerpo. (Copiado de Thomas, 1883.)

Dixon (1965) ha comprobado la existencia de cuatro tipos de glándulas cistógenas en la cercaria de la duela del hígado, *Fasciola hepatica* (Fig. 12.39). Las células del Tipo I se sitúan ventralmente y sólo son visibles cuando la cercaria se encuentra todavía en el interior del caracol hospedador, ya que en esta localización las glándulas segregan sus productos a la pared del cuerpo de la cercaria.

Las células del Tipo II y del Tipo III están situadas dorsal y dorsolateralmente; estas células segregan una mucoproteína y mucopolisacáridos neutros y ácidos que juntos constituyen las capas II y III del quiste definitivo de la metacercaria (Fig. 12.39).

Las células del Tipo IV están situadas dorsalmente y sintetizan e incluyen unos bastoncillos baciliformes que van a constituir la capa de queratina de la pared del quiste.

Además de estos cuatro tipos de células, Dixon ha constatado la presencia de células en el tapón ventral que segregan en la zona del tapón ventral de la cuarta capa del quiste, y de otras células ventrales que se localizan alrededor de la superficie ventral; se cree que estas células intervienen en el proceso de fijación o en la formación de la espesa región central del quiste.

Dixon y Mercer (1964) han estudiado el quiste de *Fasciola hepatica* con microscopio electrónico; estos investigadores han comprobado que la capa externa de proteína curtida está compuesta por

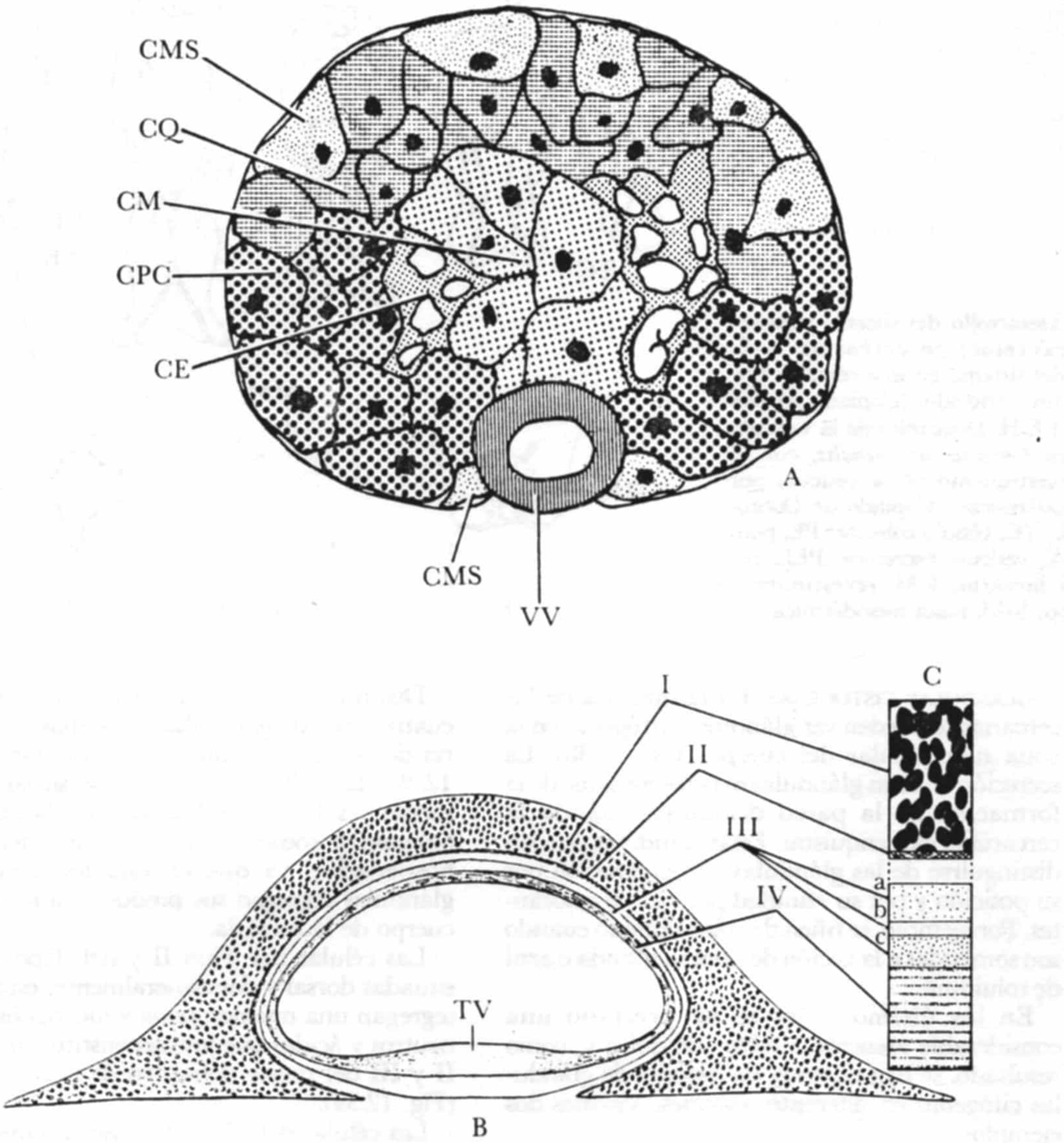


Fig. 12.39. Glándulas cistógenas y quiste de la metacercaria de *Fasciola hepatica*. **A.** Dibujo esquemático de un corte transversal de la cercaria que muestra la distribución de los distintos tipos de glándulas cistógenas. **B.** Dibujo esquemático de un corte del quiste de la metacercaria en que aparecen las diferentes capas. **C.** Aumento de la porción dorsal de la pared del quiste que muestra las distintas capas. CE, canal excretor; CQ, célula queratinosa; CM, célula mucoproteica; CMS, célula mucopolisacaroidea; CPC, célula proteica curtida; TV, tapón ventral; VV, ventosa ventral (o acetábulo). (Según Dixon, 1966.)

una malla de cuerpos irregulares formada a partir de partículas en forma de cigarro (Fig. 12.40). Las dos capas intermedias mucopolisacaroideas son débilmente fibrosas, y la capa siguiente está compuesta por numerosas láminas de proteína estabilizadas por puentes disulfuro (Fig. 12.40). Por último, la capa más interna está constituida por una serie de láminas estrechamente enrolladas, que son sintetizadas en el citoplasma de ciertas glándulas cistógenas y que, durante su secreción, se desenrollan sobre la superficie del gusano (Fig. 12.41).

Thakur y Cheng (1968) han constatado la existencia de tres tipos de glándulas cistógenas en la cercaria de *Philophthalmus gralli*, un parásito ocular de aves; son de naturaleza proteica, mucopolisacaroidea y mucoproteica, respectivamente (Fig. 12.42). Esta identidad química ha

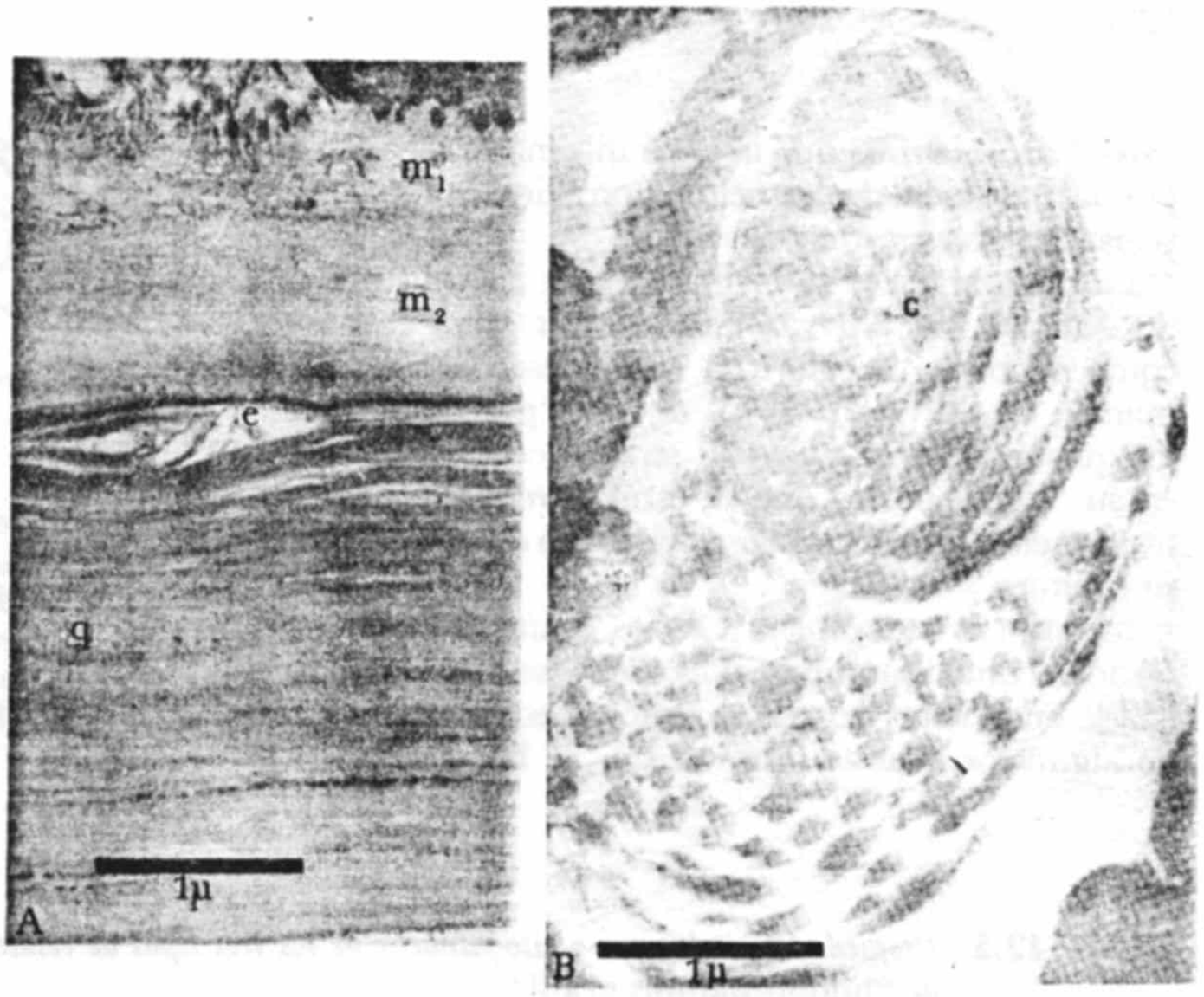


Fig. 12.40. Capas del quiste de la metacercaria de *Fasciola hepatica.* **A.** Micrografía electrónica que muestra las dos capas intermedias de mucopolisacáridos y la capa interna compuesta por láminas de proteína (queratina). **B.** Micrografía electrónica de un agregado de partículas en forma de cigarro en el estrato externo de proteína curtida. c, cuerpos en forma de cigarro; q, láminas queratinizadas; m_1, capa mucopolisacaroidea externa; m_2, capa mucopolisacaroidea interna; e, espiral de láminas de queratina. (A y B, según Dixon y Mercer, 1964.)

sido dilucidada después de distintos experimentos citoquímicos (Tabla 12.5). Además, estos investigadores han demostrado la existencia de tres paredes en el quiste de la metacercaria, con la pared externa subdividida en una capa basal y otra periférica. Todas las paredes poseen proteínas, pero difieren en la composición de aminoácidos. Al comparar la composición química de las paredes del quiste con la de los tres tipos de glándulas cistógenas, se hizo evidente que cada capa del quiste está formada por las secreciones de dos o más tipos de células. Concretamente, las paredes externa y media están formadas por la secreción de las células proteicas y mucopolisa-

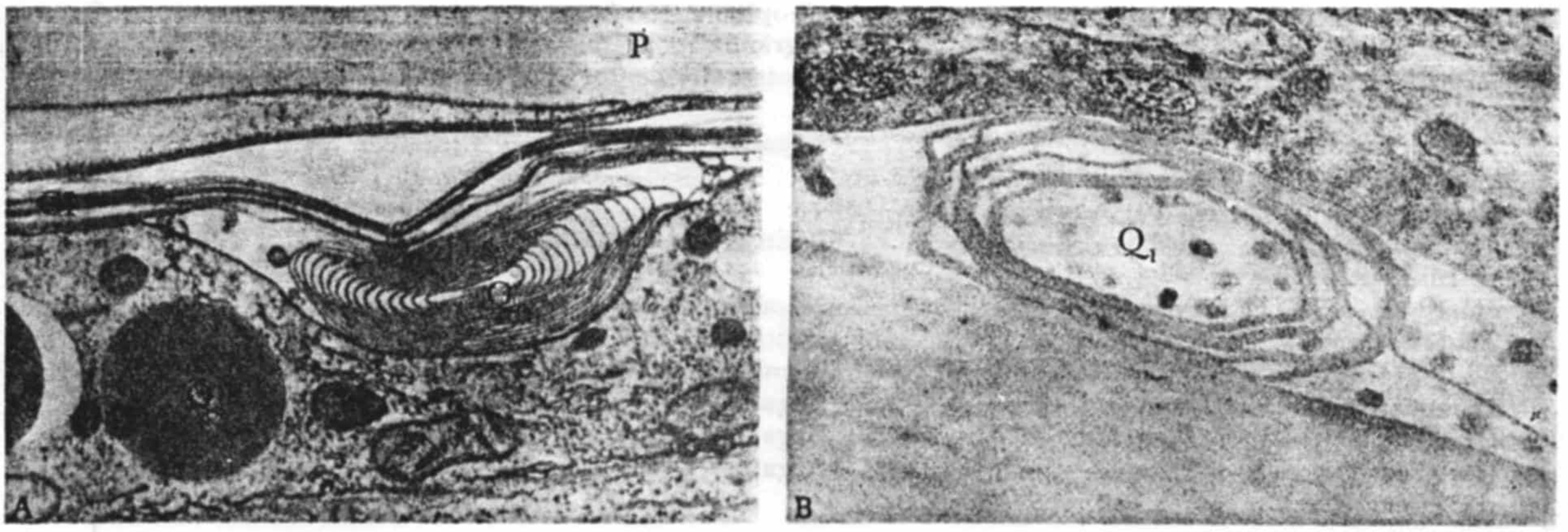


Fig. 12.41. Láminas queratinizadas. A. Micrografía electrónica de un corte de metacercaria de *Fasciola hepatica* en la última fase de formación de la pared del quiste que muestra el desenrollado de las lamelas queratinizadas que forman el estrato más interno del quiste. (Según Dixon y Mercer, 1964.) **B.** Micrografía electrónica que muestra una fase posterior del desenrollado de las lamelas queratinizadas. (Según Dixon y Mercer, 1964.) CI, capa interna del quiste formándose; Q_1, cuerpo queratinizado desenrollándose; Q_2, cuerpo queratinizado; P, porción formada de la pared interior del quiste.

caroideas, mientras que la capa interna se forma por la secreción de las células proteicas, mucopolisacaroideas y mucoproteicas.

La comparación de las paredes de los quistes de *Fasciola hepatica* y *Philophthalmus gralli* (así como de otras especies) ha confirmado la afirmación de Stirewalt (1963) de que "parece que los quistes difieren tanto en su estructura como en su origen, por lo que su estudio requiere un tratamiento individual desde el punto de vista de su química y su origen".

GLANDULAS MUCOIDEAS. Ciertas glándulas, conocidas como glándulas mucoideas, se han localizado en la superficie de la región media ventral de algunas cercarias (Fig. 12.43). Se ha demos-

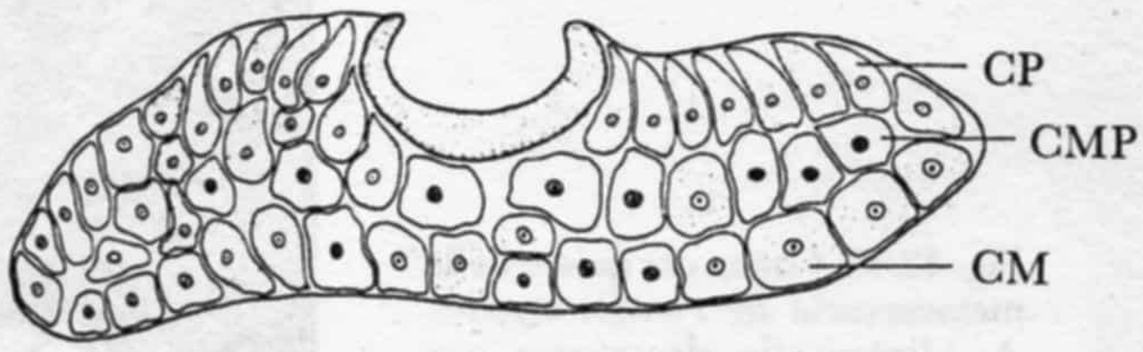


Fig. 12.42. Glándulas cistógenas de *Philophthalmus gralli.* Dibujo esquemático de un corte transversal de cercaria, a nivel del acetábulo, que muestra la distribución de los tres tipos de células glandulares cistógenas. CM, célula mucoproteica; CMP, célula mucopolisacaroidea; CP, célula proteica. (Según Thakur y Cheng, 1968.)

Tabla 12.5. *Propiedades citológicas y citoquímicas de los tres tipos de células glandulares cistógenas de cercarias de* Philophthalmus gralli[a]

	TIPOS DE CELULAS GLANDULARES CISTOGENAS		
COLORANTE EMPLEADO	CELULAS PROTEICAS	CELULAS MUCOPOLISACARIDAS	CELULAS MUCOPROTEICAS
Hematoxilina y eosina	Citoplasma con finos gránulos eosinofilicos; núcleo vesiculoso	Citoplasma agranular o con pequeños gránulos levemente eosinofilico; núcleo vesiculoso	Citoplasma con gruesos gránulos hematoxifilicos núcleo vesiculoso
Mallory	Gránulos citoplásmicos rojos	Citoplasma con finos gránulos azulados	Gránulos citoplásmicos azules
Azul bromofenol mercurio (MBM)	Azul oscuro	Pardo-amarillento	Azul oscuro; algunas veces amarillento
Acido periódico-Schiff (PAS)	Negativo	Negativo	Positivo
Diastasa			Resistente
Verde claro (contrateñido del PAS)	Positivo	Positivo	Negativo
Schiff	Negativo	Negativo	Negativo
Azul Alcien	Negativo	Positivo	Negativo
Azul Toluidina	Ametacromático	Gamma metacromático	Ametacromático
Millon (tirosina)	Positivo	Negativo	Negativo
Liebman	Positivo	Negativo	Negativo
Reacción de acoplamiento del tetrazonio	Positivo	Negativo	Negativo
Landing y Hall (histidina)	Positivo	Negativo	Negativo
Triptófano			
Método Indol	Negativo	Negativo	Negativo
Método Romieu	Negativo	Negativo	Negativo

[a] Según Thakur y Cheng, 1968.

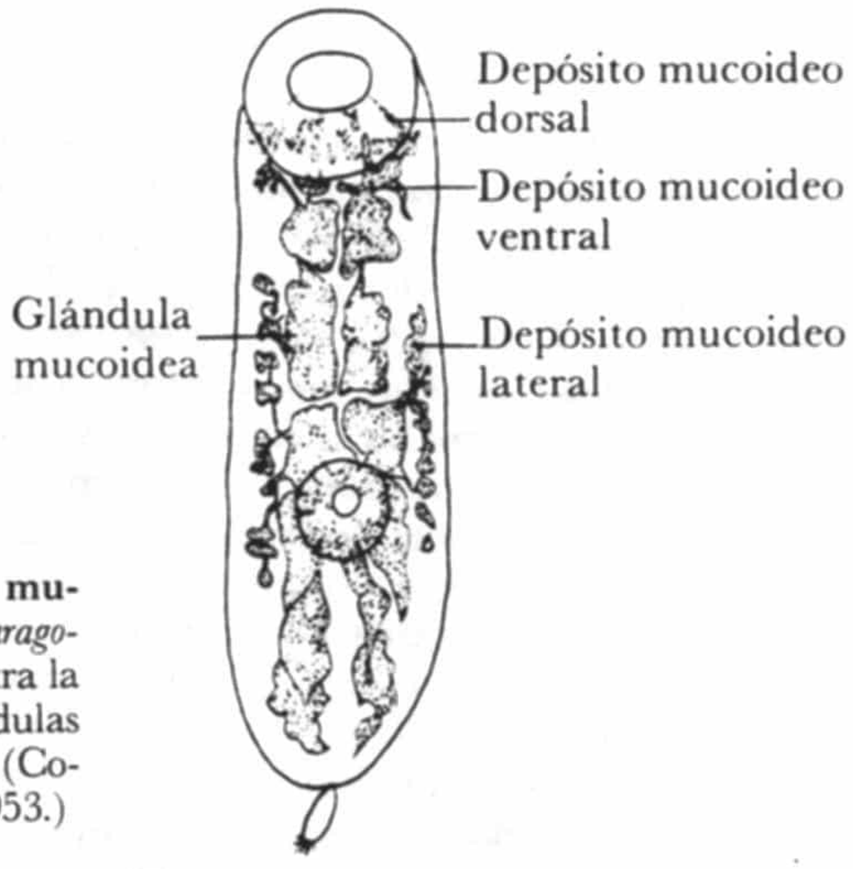


Fig. 12.43. Glándulas mucoideas. Cercaria de *Paragonimus kellicotti* que muestra la disposición de las glándulas mucosas en el cuerpo. (Copiado de Kruidenier, 1953.)

trado que la secreción mucosa de estas células no sólo protege a la cercaria contra las sustancias perjudiciales (entre las que se encuentran sus propias secreciones citolíticas durante el proceso de penetración), sino que colabora en los desplazamientos a lo largo del sustrato y actúa como sustancia lubrificante durante el proceso de penetración.

La metacercaria

El estado larvario final de los trematodos digenéticos es la metacercaria. Cuando la cercaria libre y nadadora se establece en la vegetación o accede a un hospedador apropiado, pierde la cola y se enquista. Dentro de la pared o paredes del quiste, la cercaria se metamorfosea a metacercaria, que es ya una réplica juvenil del adulto. Muchas de las estructuras características de las cercarias, como son el estilete, las glándulas de la penetración, las glándulas mucoideas y cistógenas, y las manchas oculares, desaparecen pronto. El primordio genital se diferencia dando lugar a gónadas que, normalmente, todavía no son funcionales, aunque en algunas metacercarias progenéticas se forman huevos estériles. Las vesículas excretoras de las metacercarias están muy distendidas y poseen distinto número de glóbulos refráctiles.

La histología y estructura fina de la metacercaria se corresponden con las del adulto.

Pared del quiste. La composición de la pared del quiste de la metacercaria ya se ha estudiado al hablar de las glándulas cistógenas de la cercaria. Sin embargo, en aquellas especies cuyo enquistamiento tiene lugar en el hospedador intermediario, la llamada "pared del quiste" puede no estar formada exclusivamente por los materiales segregados por el parásito. Por ejemplo, en el caso de *Himasthla quissetensis*, un parásito de gaviotas que utiliza varias especies de pelecípodos marinos como segundo hospedador intermediario, la pared segregada por el parásito está rodeada por una cubierta formada por leucocitos del molusco hospedador (Cheng y col. 1966).

Metabolismo. Se sabe muy poco acerca del metabolismo de las metacercarias. Se considera que este estado larvario depende principalmente, si no exclusivamente, de los nutrientes almacenados. Esta hipótesis se basa en los descubrimientos de Vernberg y Vernberg (1971), que han constatado que la velocidad metabólica de las metacercarias de *Zoogonus lasius* enquistadas en el anélido *Leonereis culveri*, evaluada por su consumo de oxígeno, desciende gradualmente después del enquistamiento y según va creciendo el gusano, lo que sugiere la reducción gradual de los nutrientes almacenados.

Es interesante puntualizar que Vernberg y Vernberg han demostrado también que ciertos procesos metabólicos en *L. culveri*, el hospedador, resultan alterados por el parasitismo. Concretamente, los anélidos no infectados se aclimatan metabólicamente a las bajas temperaturas, pero los infectados no. Además, la actividad de la citocromo c oxidasa en anélidos sanos es mayor en las especies adaptadas a las bajas temperaturas que a las temperaturas altas, mientras que en los anélidos parasitados sucede lo contrario. Estos hechos demuestran que aunque las metacercarias enquistadas parecen ser organismos inactivos, en realidad son seres que afectan a sus hospedadores.

ESTUDIO DE LOS CICLOS EVOLUTIVOS

La complicada vida de los Digenea se ha estudiado extensamente. Stunkard (1937, 1940) ha llamado la atención acerca de la importancia de este campo de la helmintología. La investigación de los ciclos vitales es sumamente interesante desde un punto de vista biológico, ya que la información obtenida puede contribuir al esclarecimiento de las relaciones filogenéticas entre trematodos afines, que casi siempre muestran unas pautas de desarrollo similar. Además, el conocimiento completo de los distintos detalles morfológicos de los diferentes estados, tanto larvarios como del adulto, contribuye a la comprensión de las relaciones hospedador-parásito, ya que la adaptación específica de un parásito a

su hospedador viene determinada por su estructura. Por ejemplo, las oftalmoxifidiocercarias son siempre libres y nadadoras, y penetran en su hospedador utilizando su estilete y las secreciones de sus anormalmente grandes glándulas de la penetración.

Desde un punto de vista práctico, la información acerca de los ciclos evolutivos de las especies de importancia médica es inapreciable, ya que la erradicación de estas especies depende de los conocimientos acerca de qué caracoles actúan como hospedadores intermediarios y de la forma de penetración de las larvas en el hombre. Si se conocen las respuestas a estas preguntas, pueden utilizarse distintos métodos para erradicar tanto las larvas como sus hospedadores intermediarios, impidiendo así la realización completa de su desarrollo, es decir, el acceso a su hospedador definitivo. *Schistosoma mansoni* puede servir de ejemplo: si el caracol hospedador es eliminado, bien mediante la aplicación de productos químicos, o bien mediante agentes de control biológico, las cercarias mueren con él. Además, los nuevos miracidios no pueden acceder al hospedador apropiado y, en consecuencia, también mueren. Este tipo de lucha, especialmente la basada en un control químico, se emplea en estos momentos en muchas partes del mundo, al tiempo que se está estudiando la practicidad del empleo de agentes de control biológico.

ESPECIFICIDAD DE HOSPEDADOR

Los Digenea, por regla general, no presentan una especificidad de hospedador tan acusada como los Monogenea. Sin embargo, el grado de especificidad varía entre los distintos estados larvarios. Así, los miracidios, esporoquistes y redias son bastante específicos, y sólo pueden sobrevivir en un número limitado de especies estrechamente relacionadas, normalmente moluscos. Por otra parte, los adultos son mucho menos específicos, y en muchos casos pueden desarrollarse experimentalmente en un gran número de hospedadores.

Los factores que gobiernan la especificidad de hospedador entre los trematodos digenéticos, esto es, el establecimiento con éxito del parásito dentro de un hospedador, o de un grupo de hospedadores afines, aún no se conocen apenas. La resistencia natural y otros factores, como la incompatibilidad metabólica y la presión ambiental, son, indudablemente, los responsables de los fracasos cosechados por ciertos trematodos en su intento de infectar a determinados hospedadores.

Sudds (1960) ha estudiado los mecanismos que intervienen en la especificidad de hospedador en distintas especies de esquistosomas, y ha comprobado que cuando los miracidios de *Trichobilharzia elvae, T. physellae, Schistosoma mansoni* y *Schistosomatium douthitti* son expuestos a siete hospedadores normales o naturales y a diecinueve especies de hospedadores anormales, los miracidios son capaces de establecerse y de continuar su desarrollo en todos los hospedadores naturales. Los miracidios intentaron penetrar en diecisiete de las diecinueve especies de hospedadores anormales, y sólo en cinco casos el resultado fue positivo, tratándose siempre de especies estrechamente relacionadas con los hospedadores normalmente utilizados por los parásitos.

Los estudios histológicos posteriores han revelado que hay una enérgica respuesta tisular por parte de los hospedadores no habituales que origina una rápida destrucción del parásito por encapsulación celular. No se ha constatado este tipo de respuesta por parte de los hospedadores naturales. De esta forma, la compatibilidad de estos miracidios con los moluscos parece estar gobernada por factores que influyen sobre el proceso de penetración y sobre el desarrollo posterior del parásito en el interior del molusco.

Además de lo que puede denominarse factores superficiales e internos que contribuyen a la incompatibilidad, es necesario considerar un tercer aspecto, que ejerce su influencia antes de que el parásito establezca contacto físico con el hospedador (Cheng, 1968). Por ejemplo, se sabe que el miracidio de la duela del hígado, *Fasciola hepatica*, pierde sus láminas epidérmicas antes de penetrar en el molusco hospedador intermediario. Este hecho se produce por estimulación de un "factor del hospedador" presente en la hemolinfa del molusco. Este factor, cuya identidad química es aún desconocida, es eliminado por el caracol durante la diapédesis. Los moluscos, especialmente los gasterópodos y pelecípodos, están eliminando continuamente hemolinfa desde sus sinusoides sanguíneos, y la ocurrencia de este fenómeno natural permite al miracidio entrar en contacto con el factor estimulador necesario. Por ello es obvio que, si el miracidio nada en las proximidades de un caracol hospedador incompatible, el factor estimulador, o señal procedente del caracol, no existe o no es apreciada por el parásito, con lo cual éste no se prepara para la penetración.

Además de los cambios morfogenéticos necesarios para la entrada o para la fijación en el hospedador, las señales emitidas por éste permiten, a menudo, su descubrimiento por parte del